



***Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología***

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**Estructura comunitaria bentónica en dos sistemas anquihalinos  
localizados en el estado de Quintana Roo, México**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER TÍTULO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS**

**(Biología Marina)**

**P R E S E N T A:**

**ALBA NAYELLI MEDINA SÁNCHEZ**

**DIRECTORA DE TESIS: Dra. VIVIANNE SOLIS WEISS**

**COMITÉ TUTORAL: Dra. Laura Elena Sanvicente Añorve  
Dr. Luis Arturo Soto González  
Dr. Samuel Enrique Gómez Noguera  
Dr. Javier Alcocer Durand**

**México, D. F. 2012**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **Agradecimientos**

Al finalizar un trabajo tan arduo y con algunas dificultades como fue el desarrollo de esta tesis, es inevitable pensar que ésta hubiera sido imposible sin la participación y colaboración de personas e instituciones que facilitaron las cosas para que este trabajo llegara a un feliz término. Por ello, es para mí un verdadero placer utilizar este espacio para ser justa y consecuente expresando mis agradecimientos.

Agradezco a la Dra. Vivianne Solís Weiss por haber confiado en mí y darme la oportunidad para realizar esta tesis bajo su dirección y sobretodo en un tema que me apasiona. También le agradezco por su dirección, excelente respaldo, motivación, apoyo, soporte institucional y las facilidades proporcionadas durante estos años. Además, por todo el estímulo proporcionado que me ha dado confianza para despegar en el ámbito profesional.

A la Dra. Laura Sanvicente-Añorve por su atenta lectura a este trabajo, así como sus apreciables comentarios, sugerencias y grandes lecciones de la ecología numérica, análisis estadísticos y todo lo altamente numérico con lo que también me enseñó a tener otra perspectiva. Además por el apoyo financiero para el proyecto “Estudio de la macrofauna de los litorales del Caribe Mexicano”.

Al Dr. Samuel E. Gómez Noguera por su disponibilidad y paciencia al enseñarme todo lo relacionado con los copépodos. Asimismo, por sus valiosos comentarios y participación que sin duda alguna enriqueció no solo este trabajo, sino al mundo científico con el posible descubrimiento de nuevas especies.

Al Dr. Luis A. Soto González por sus enseñanzas, su gran apoyo continuo, amabilidad y soporte profesional que siempre me impulsó a seguir. Asimismo, por siempre tener la puerta abierta y por el gran interés de platicar y enriquecer no solo a este trabajo, sino a mi persona.

Al Dr. Javier Alcocer Durand, pionero en investigación de sistemas anquihalinos en nuestro país, por sus valiosos comentarios, recomendaciones y sus atinadas correcciones que indudablemente mejoraron la presente investigación.

A la Dra. Ana Margarita Hermoso Salazar por su interés, los consejos, comentarios, apoyo y sobre todo el ánimo que me ha brindado desde hace más de cuatro años.

A la Dra. Rosa María Prol-Ledesma por su generosidad y apoyo tanto en lo personal, académico como en lo profesional. Asimismo, por la confianza y el apoyo financiero proporcionado para mi estancia en la Universidad de Plymouth, Inglaterra y proporcionarme todo el soporte académico e institucional. Además de ponerme en el lugar adecuado, en el momento exacto y hacerme despegar en todos los sentidos.

Al Profesor Emérito Malcolm Hart por haberme recibido en la Universidad de Plymouth, Inglaterra y darme la oportunidad de conversar, aprender, mejorar y afinar varias partes de mi investigación sobre los foraminíferos gracias a su gran experiencia y trayectoria.

Al Dr. Jeffrey Baguley y al profesor emérito Bruce Coull por asesorarme amablemente a larga distancia y responder mis dudas casi instantáneamente en horas inadecuadas.

A la Biol. Karina Arvizu por su amistad, su constante espíritu servicial y desinteresada colaboración y asesoramiento en la identificación de los nemátodos y anfípodos.

A la M. en C. Alma Yazmín Pérez Mendoza por su predisposición y colaboración en la identificación de los poliquetos y oligoquetos. Además por darme su amistad y confianza.

Al los Biólogos Diego Trujillo y Efraín Chávez por su participación y empuje en el inicio de este proyecto; sin su apoyo hubiera resultado dificultoso la realización del mismo sobre todo en las tareas de campo.

Al Dr. Pablo Hernández Alcántara, técnico académico del Laboratorio de Ecología y Biodiversidad de Invertebrados Marinos, por haberme recibido gratamente y además facilitarme el equipo y material necesario para esta investigación.

Al M. en C. Faustino Zavala García, técnico académico del Laboratorio de Zooplancton, por su asesoría especializada.

A la M. en C. Elia Lemus Santana por las facilidades otorgadas en el préstamo del equipo de computo del Laboratorio de Ecología de Sistemas Pelágicos, para la realización de las pruebas estadísticas.

Al Dr. Felipe Vázquez<sup>†</sup> por facilitar el equipo necesario para las tareas de campo.

Al Almirante CGM Mariano Francisco Saynez Mendoza, Secretario de Marina, por las facilidades otorgadas para la elaboración de este proyecto.

A los responsables de las zonas navales del Caribe Mexicano y a los oficiales de la SEMAR por el apoyo brindado para la realización del muestreo.

Al Biol. David Reza Mendoza de la CONAPESCA por los permisos correspondientes.

A los docentes del Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología en especial al Dr. Miguel Ángel Alatorre Mendieta, Dr. Arturo Carranza Edwards, Dr. Luis A. Soto y al Dr. Margarito Tapia quienes fueron los que realmente me inspiraron para seguir con la investigación y me abrieron un campo muy desconocido haciéndome ver lo variado que puede ser la realidad con diferentes miradas. Para mí todos ustedes son un ejemplo a seguir.

Al Departamento de Servicios Escolares del ICMYL: a Lupita Godoy, Chantal Ruiz, Diana Juárez, Gaby Almaraz y la Dra. Gloria Vilaclara, por su asesoramiento, apoyo, facilidades y sobre todo por su paciencia, atención y su trato amable.

Al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología que me acogió en su programa de maestría y me apoyo durante toda mi estancia.

A CONACYT por el soporte económico recibido durante la realización del presente trabajo.

Al proyecto PAPIIT-DGAPA con clave IN229010 por el patrocinio económico otorgado para la realización del trabajo de campo.

A la UNAM por la oportunidad de ser parte de su legado académico y permitirme continuar con mi formación.

A la Universidad de Plymouth, Inglaterra que me dejó realizar personalmente innumerables sesiones de microscopio electrónico de Barrido sin costo alguno, en especial a G. Harper y P. Bond.

En el ámbito no estrictamente académico son varias las personas a quienes les debo agradecer enormemente:

A la Lic. Ma. Beatriz Medina Sánchez por ser simplemente todo en mi mundo y enseñarme que no hay límites, que lo que me proponga lo puedo lograr y que solo depende de mi. Así como también por su inspiración, su consejo sabio y oportuno y por creer en mí a pesar de mis pocos conocimientos de la disciplina. También por haber financiado todos mis estudios, cursos, congresos, etc., otorgándome una beca casi de por vida y condonable. Asimismo, por escucharme tantas veces y por lo mismo conocer este proyecto tan bien o hasta mejor que yo.

Al Lic. Juan José Medina Sánchez por todo su amor, su franco optimismo y confianza en mí en este gran desafío. Además por el apoyo incondicional que siempre me ha dado y por las palabras de aliento: “eres un genio”.

Al M. en C. Fco. Alejandro Puente Tapia quien ha sido un compañero siempre amoroso, generoso y dispuesto a compartir conocimientos, experiencias y sobre todo su vida; un compañero del que he aprendido infinidad de cosas, entre ellas a trabajar a todas horas, a perseverar y luchar contra viento y marea por los sueños y las creencias. Además, por dejarme aprender lo fácil que es realizar un curso internacional solo si se tienen muy buenos fundamentos e ideas, como los ha tenido él. Así como también por todos los momentos increíblemente agradables a su lado.

Termino con una frase utilizada hace un par de años...

Creo que no me olvido de nadie, pero de todas maneras gracias a todos los que están y no están y que vivieron conmigo la realización de esta tesis con sus altas y bajas y por haberme brindado apoyo, colaboración, ánimo y amistad... para todos, mi reconocimiento y gratitud.

## **Dedicatoria**

*A Margarita Sánchez Solache y Antonio Medina Callado quienes siempre han creído en mí y me han dado la fortaleza para seguir solo pensando en ustedes. Los adoro.*

*A mi mamá y mi tío, quienes son los pilares fundamentales que me sostienen y son mi vida entera.*

*A mi novio, mi compañero eterno quien me ha apoyado en todas las decisiones buenas o malas, y me ha enseñado con su amor, a ser mejor cada día.*

*A mi segunda mamá quien me ha apoyado y me ha brindado su amor incondicional.*

*A la familia michoacana quien ha sido una familia maravillosa, fantástica e imperfectamente hermosa que me ha cuidado y procurado. En orden alfabético: Asael, Carmela, Dario, Eny, Felipe, Gerardo, Irinea, Joel, Mariaelena, Miguel, Victor y Vique.*

*A la familia Aguilar Hernández quien me adopto y me ha dado todo su cariño y amor, ánimo y confianza. Aby, Ana, Angy, Arantza, Dante, Dany, Enrique, Carmela, Citlallin, Claudia, Jesús, Jessy, Julio, Lupita, Maricarmen, Montse, Pepe y Viri.*

*A la familia Tapia por abrirme las puertas de su hogar y considerarme parte de ellos.*

*Al R-CH, a todos por ser excelentes y grandes amigos para toda la vida.*

# INDICE DE CONTENIDO

RESUMEN	
INTRODUCCIÓN	1
JUSTIFICACION	4
OBJETIVOS	6
General	
Particulares	
HIPOTESIS	7
AREA DE ESTUDIO	
Climatología y meteorología	8
Geología	9
Hidrología	10
Sistemas anquihalinos	11
Cenotes	13
Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote	15
Sistema Aktun-Ha, Carwash	19
ANTECEDENTES	
Península de Yucatán	20
Estado de Quintana Roo	21
Sistema anquihalinos (Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash)	24
MATERIAL Y METODOS	
Trabajo de campo	26
Trabajo de laboratorio	29
Procedimiento analítico	32
Descripción de pruebas estadísticas	
Índice de diversidad	34
Índice de equidad	35
Prueba de Kruskall-Wallis	35
Índice de similitud de Bray-Curtis	36
Representación multidimensional (MDS)	36
Prueba de Mantel	37
RESULTADOS y DISCUSION	
Contexto temporal	38
Clasificación de los sistemas anquihalinos	38
Caracterización ambiental (parámetros fisicoquímicos)	38
Sistema Nohoch Nah Chich	
Caracterización del sedimento	40
Análisis faunístico	41
Foraminíferos bentónicos	42
Nemátodos	46
Anfípodos	49
Copépodos	50
Oligoquetos	53
Poliquetos	53
Riqueza, diversidad y equidad	55
Comparación de muestras con base en los datos biológicos	57
Similitud entre zonas por agrupamiento y ordenación de los datos biológicos	58
Interpretación del microhábitat con base en datos biológicos	
Posición en el sedimento y características y características microambientales	66
Alteración de testas e hidrodinámica	69

Asociaciones e intervalo de salinidad	70
Estrategias alimenticias	71
Patrones de distribución	73
Sistema Aktun-Ha	
Caracterización del sedimento	74
Análisis faunístico	75
Foraminíferos bentónicos	76
Nemátodos	79
Copépodos	79
Riqueza, diversidad y equidad	80
Comparación de muestras con base en los datos biológicos	81
Similitud entre zonas por agrupamiento y ordenación de los datos biológicos	82
Interpretación del microhábitat con base en datos biológicos	83
Posición en el sedimento y características microambientales	83
Estrategias alimenticias	84
Patrones de distribución	85
CONCLUSIONES	87
RECOMENDACIONES Y SUGERENCIAS	89
ANEXO 1	90
ANEXO 2.	92
LITERATURA CITADA	102

PALABRAS CLAVE: Península de Yucatán, sistemas anquihalinos, macrofauna, meiofauna, foraminíferos bentónicos.



## Índice de figuras

Figura 1.	Ubicación geográfica de la península de Yucatán	9
Figura 2.	Componentes y características de las cuevas anquihalinas (modificada de van Hengstum <i>et al.</i> (2009). GH: Gradiente hidráulico.	12
Figura 3.	Fenómenos lumínicos en los sistemas anquihalinos y sus diferentes zonas.	13
Figura 4.	Clasificación morfológica de los cenotes: a) cenote tipo cueva, b) cenote tipo cántaro lótico, c) cenote de paredes verticales, d) cenote tipo léntico, e) cenote tipo azolve que y f) cenote de tipo aguada (modificada de Beddows <i>et al.</i> , (2007)).	14
Figura 5 a-b.	Localización de los sistemas Nohoch Nah Chich-Casa Cenote y Aktun-Ha cenote Carwash. a) modificado de Alcocer <i>et al.</i> (1998). b) modificado de Smart <i>et al.</i> (2006)	16
Figura 6.	Trayecto subterráneo de Casa Cenote (modificado de Beddows, (2004)).	18
Figura 7.	Extensión total del sistema Aktun-Ha y localización del cenote Carwash (modificado de van Hengstum <i>et al.</i> (2010)).	20
Figura 8.	Localización de las estaciones de muestreo dentro del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote (modificado de Beddows, (2004)).	27
Figura 9 a-b-c	Localización de las estaciones de muestreo dentro del sistema Aktun-Ha, Carwash (modificado de van Hengstum <i>et al.</i> (2010)).	28
Figura 10.	Gráfica de los valores de la riqueza, índice de diversidad y equidad en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.	57
Figura 11	Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de todos los grupos taxonómicos presentes en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea recta punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema. Menor densidad hacia la izquierda, mayor a la derecha.	59
Figura 12.	Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de foraminíferos bentónicos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea recta punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema. Menor densidad hacia la izquierda, mayor a la derecha.	60
Figura 13.	Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de los nemátodos, anfípodos, copépodos, oligoquetos y poliquetos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea finamente punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema. Línea punteada gruesa: separación de densidades mayores o menores a 10 ind/10 cm <sup>2</sup> .	61
Figura 14.	Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de nemátodos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea recta punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema. Línea circular punteada: densidades semejantes. Menor densidad hacia la izquierda, mayor a la derecha	62
Figura 15.	Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de copépodos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea finamente punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema. Línea punteada gruesa: separación entre mayores o menores densidades	63
Figura 16.	Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de oligoquetos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea recta punteada: separación de densidades. Menor densidad hacia la izquierda, mayor a la derecha.	64
Figura 17.	Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de poliquetos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea recta punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema.	65
Figura 18.	Proporción general de la posición del sedimento (epifauna, semi-infauna e infauna) en la que se encontraron los foraminíferos bentónicos en el sistema Nohoch Nah Chich.	67
Figura 19.	Modelo TROX: modelo conceptual que explica la distribución de foraminíferos bentónicos en el sedimento en términos de disponibilidad de alimento y concentraciones de oxígeno (Modificada de Jorriksen <i>et al.</i> (1995).	68
Figura 20.	Fotografías de Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de la alteración en las testas de a) <i>Archaias</i> sp. y b) <i>Cyclorbiculina</i> sp. Izquierda a derecha: buena, alterada y extremadamente alterada.	70
Figura 21.	Proporción general de los conjuntos tróficos de foraminíferos bentónicos en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote	71
Figura 22.	Proporción general de los conjuntos tróficos de nemátodos en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote mencionados en la sección de Material y métodos. 2B: carroñeros y predadores, 2A: omnívoros, 1B: detritívoros no selectivos y 1A: detritívoros selectivos	72
Figura 23.	Gráfico de valores de la riqueza, diversidad y equidad en el sistema Aktun-Ha, Carwash.	81
Figura 24.	Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de todos los grupos taxonómicos presentes en el sistema Aktun-Ha. Línea recta punteada: separación fenómenos lumínicos y zonas del sistema	82
Figura 25.	Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de todos los foraminíferos bentónicos presentes en el sistema Aktun-Ha.	83
Figura 26.	Proporción general de la posición del sedimento (epifauna, semi-infauna e infauna) en la que se encontraron los foraminíferos bentónicos del sistema Aktun-Ha, Carwash.	84
Figura 27.	Comparativo porcentual de las densidades entre grupos de las diferentes estaciones en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.	101

## Índice de tablas

Tabla 1.	Características fisicoquímicas y biológicas del agua dentro del cenote en los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash (modificada de <i>Alcocer et al. (1998)</i> ).	18
Tabla 2.	Características de las estaciones de muestreo en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.	27
Tabla 3.	Características de las estaciones de muestreo en el sistema Aktun-Ha, Carwash	28
Tabla 4.	Nivel de marea y horarios en Pto. Morelos, Quintana Roo.	29
Tabla 5.	Características fisicoquímicas <i>in situ</i> de las muestras de los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y del sistema Aktun-Ha, cenote Carwash propias de este estudio.	39
Tabla 6.	Características colorimétricas de las muestras del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote	41
Tabla 7.	Clasificación taxonómica de los grupos encontrados en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote de acuerdo con <i>Armstrong (2005)</i> y <i>Brusca y Brusca (2005)</i> .	41
Tabla 8.	Listado taxonómico de los foraminíferos bentónicos del sistema Nohoch Nah Chich en este estudio, Casa Cenote de acuerdo con <i>Loeblich y Tappan (1964)</i> y <i>Armstrong et al. (2005)</i> .	43
Tabla 9.	Listado taxonómico de los nemátodos del Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote de acuerdo con <i>Chitwood y Chitwood (1977)</i> , <i>Platonova y Galtsova (1985)</i> y <i>Eyualet-Abebe et al. (2006)</i> .	46
Tabla 10.	Listado taxonómico de los anfípodos bentónicos del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote de este estudio de acuerdo con <i>Myers (1970)</i> , <i>Heard (1982)</i> y <i>LeCroy (2002)</i> .	49
Tabla 11.	Listado taxonómico de los copépodos del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote de este estudio de acuerdo con <i>Huys et al. (1996)</i> y <i>Wells (2007)</i> .	50
Tabla 12.	Listado taxonómico de los poliquetos del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote de este estudio de acuerdo con <i>Rouse y Fauchald (1997)</i> .	54
Tabla 13.	Características colorimétricas de las muestras del sistema Aktun-Ha, cenote Carwash.	75
Tabla 14.	Clasificación taxonómica de los grupos encontrados de meiofauna en el sistema Aktun-Ha, cenote Carwash de acuerdo con <i>Armstrong (2005)</i> y <i>Brusca y Brusca (2005)</i> .	76
Tabla 15.	Listado taxonómico de los foraminíferos bentónicos del sistema Aktun-Ha, Carwash de este estudio de acuerdo con <i>Loeblich y Tappan (1964)</i> y <i>Armstrong et al. (2005)</i> .	77
Tabla 16.	Listado taxonómico de los nemátodos del sistema Aktun-Ha, Carwash de acuerdo con <i>Chitwood y Chitwood (1977)</i> , <i>Platonova y Galtsova (1985)</i> y <i>Eyualet-Abebe et al. (2006)</i> .	79
Tabla 17.	Listado taxonómico de los copépodos del sistema Aktun-Ha, Carwash de acuerdo con <i>Bradford et al. (1974)</i> .	80
Tabla 18.	Resumen de resultados de los análisis estadísticos y multivariantes de los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash.	90
Tabla 19.	Densidad promedio y frecuencia de los géneros de foraminíferos presentes en cada una de las estaciones del Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.	92
Tabla 20.	Densidad promedio y frecuencia de los géneros de foraminíferos presentes en cada una de las estaciones del sistema Aktun-Ha, Carwash.	93
Tabla 21.	Características y/o requerimientos de los géneros de foraminíferos identificados en los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash.	94
Tabla 22.	Densidad promedio y frecuencia de los géneros de nemátodos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.	97
Tabla 23.	Densidad promedio y frecuencia de los géneros de nemátodos presentes en cada una de las estaciones del sistema Aktun-Ha, Carwash.	97
Tabla 24.	Características y/o requerimientos de los géneros de nemátodos identificados en los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash.	98
Tabla 25.	Densidad promedio y frecuencia de los géneros de anfípodos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.	99
Tabla 26.	Densidad promedio y frecuencia de los géneros de copépodos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.	99
Tabla 27.	Densidad promedio y frecuencia de los géneros de copépodos presentes en cada una de las estaciones del sistema Aktun-Ha, Carwash.	100
Tabla 28.	Oligoquetos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.	100
Tabla 29.	Géneros de poliquetos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.	100

## Resumen

Se efectuó la comparación de dos sistemas anquihalinos localizados en el estado de Quintana Roo, México, a través de la estructura comunitaria de la macro y meiofauna bentónica. Para ello se estudiaron los cambios en la composición, abundancia, densidad, riqueza, diversidad, equidad y similitud a microescala y escala local con datos obtenidos de un muestreo realizado en abril del 2008 en ambos sistemas. En dicho muestreo, que coincidió con la época de secas, se tomaron tres muestras con cuatro réplicas por sistema. Los datos se analizaron con métodos estadísticos univariados y multivariados. Entre ambos sistemas se recolectaron e identificaron en total 7,548 organismos: 6,664 correspondientes al sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote ubicado a 70 m de la costa y 884 organismos al sistema Aktun-Ha, Carwash localizado a 8 km de la línea costera. En el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote se identificaron 90 géneros y 5 unidades taxonómicas operacionales distribuidas en seis grupos (foraminíferos, nemátodos, anfípodos, copépodos, oligoquetos y poliquetos); en tanto que el sistema Aktun-Ha, Carwash presentó únicamente 18 géneros, es decir, solo el 20% del número total de los géneros registrados en el sistema descrito anteriormente.

Se determinó la existencia de 87 nuevos registros de distribución para el sistema Nohoch Nah Chich correspondientes a toda la fauna bentónica incluyendo a los seis grupos taxonómicos presentes; además se amplió la distribución geográfica de tres géneros pertenecientes al grupo de los poliquetos (*Capitella*, *Erinaceusyllis* y *Salvatoria*). En el sistema Aktun-Ha, Carwash solo se obtuvieron 15 nuevos registros. Lo anterior se debió a que los géneros de foraminíferos bentónicos *Ammonia*, *Bolivina* y *Jadammina* ya habían sido identificados en el área de estudio. Por otro lado, los datos faunísticos mostraron que los foraminíferos bentónicos predominaron en ambos sistemas, ya que representaron el 76% y 99% del total de la comunidad estudiada y presentaron los valores más altos de densidad por réplica (valor más alto en E9R2: 1,236,852 ind/10 cm<sup>2</sup>) comparados con los metazoarios (nemátodos, copépodos, anfípodos, oligoquetos y poliquetos). La riqueza, la diversidad y la equidad resultaron relativamente bajas en ambos sistemas mostrando una variación de mayor a menor en función de la distancia con la costa. Respecto a la similitud entre estaciones, se destacó una ordenación de tres grupos que son reflejo de las estaciones previamente muestreadas, advirtiéndose que quizás el patrón de ordenación está prevalentemente influenciado no por la biología o los patrones de comportamiento de cada grupo taxonómico sino por los factores ambientales que podrían actuar sobre los organismos. Adicionalmente, se examinaron los patrones de distribución faunísticos con ayuda de la prueba de Mantel. Los resultados indicaron que la fauna es espacialmente heterogénea y discontinua, particularmente en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote donde se observó una distribución en forma de parche ( $p < 0,05$ ). Por otro lado, en el sistema Aktun-Ha, Carwash no fue posible distinguir un patrón de distribución definido debido a la baja abundancia y densidad de organismos que ahí se presentaron ( $p > 0,05$ ).

## Introducción

La península de Yucatán es una región interesante desde diversos puntos de vista sobre todo el geológico, ya que está compuesta principalmente por calizas del Terciario y Cuaternario. Estas formas del Cenozoico integran una planicie calcárea sobre la cual la acción del dióxido de carbono y del agua originan un relieve conocido como *karst* (van Beynen 2011), del que existen diferentes manifestaciones, y entre sus características, se puede mencionar, la formación de los denominados sistemas anquihalinos (Gaona-Vizcayno *et al.*, 1980; Back *et al.*, 1986; Moore *et al.*, 1992).

El término de sistema anquihalino (derivado del griego *anchialos* que significa próximo al mar), se utiliza para denotar cualquier estructura interior y subterránea cercana a la costa que se encuentra inundada, y hace referencia a una zona de encuentro e interacción de agua dulce y agua marina (Holthuis, 1973; Stock *et al.*, 1986; Sket, 1996).

Es común que el único tipo de comunicación de los sistemas anquihalinos con la superficie sea a través de horadaciones, orificios o pozos que los mayas denominaron cenotes (del maya *Ts'ono'ot* que significa hoyo en el suelo). Es solo a través de estos pozos que la luz solar ingresa a estos sistemas (Gaona-Vizcayno *et al.*, 1980; Stock *et al.*, 1986; Sket, 1996). La presencia y penetración de la luz dentro de los sistemas anquihalinos no es uniforme, depende de la forma de los pozos y de sus prolongaciones subterráneas, lo que en conjunto propicia la existencia de diferentes gradientes de iluminación y por lo tanto de temperatura, presentándose tres áreas: una zona abierta y fótica llamada cenote, una zona de penumbra o disfótica llamada caverna y una zona de oscuridad total o afótica que corresponde a la cueva (Howarth, 1993; Juberthie, 2000).

De igual manera, las particularidades sobre el encuentro e interacción de distintas masas de agua tanto dulce como marina conforman también diversos gradientes de salinidad, materia orgánica y oxígeno disuelto (Gibert *et al.*, 1994; Sket, 1996; Juberthie, 2000; Gibert y Deharveng 2002).

La coexistencia de todas estas distintas condiciones en un mismo cuerpo acuífero propicia la creación de hábitats únicos, que preservan, fomentan y/o desencadenan la aparición de diversos tipos de flora y fauna muy específicos tanto terrestres como acuáticos (Juberthie,

2000). Estos hábitats constituyen un importante reservorio de diversidad biológica acuática tanto planctónica como bentónica, conteniendo en algunos casos, especies endémicas de diversos grupos taxonómicos como los ostrácodos, termosbaenáceos, anfípodos y copépodos (Wilkens, 1982) y permitiendo incluso la conservación de formas relictas como el caso de los remipedios, considerados los crustáceos vivos más primitivos (Yager, 1981; Iliffe, 1992; Gibert *et al.*, 1994; Sket, 1996; Bishop *et al.*, 2004).

El origen de la fauna anquihalina encuentra fundamento en un escenario hipotético que refiere que durante los grandes cambios del nivel del mar (transgresiones y regresiones), determinados componentes de la fauna marina quedaron separados y atrapados en lugares que actuaron como enclaves o refugios, lo que facilitó la fragmentación de la población provocando que en los sistemas anquihalinos, algunos organismos sobrevivieran, se adaptaran y se especiaran, diferenciándose del *stock* puramente marino (Iliffe, 1992; Gibert *et al.*, 1994; Holsinger, 2000; Humphreys, 2000; Hüppop, 2000; Juberthie, 2000; Ward *et al.*, 2000). Los organismos considerados como primitivos constituyen una excepción, ya que aunque colonizaron los hábitats subterráneos, no presentaron especiación y permanecieron desde entonces y hasta la actualidad, con las mismas características (Stoch, 1995).

Como respuesta a las condiciones ambientales específicas de los sistemas anquihalinos anteriormente mencionadas, se infiere que algunos organismos desarrollaron una serie de adaptaciones. Por ejemplo, ante una escasez de alimento, considerado el factor de selección más importante por Culver (1982) y Pohlman *et al.* (1997), se generaron cambios interesantes en la naturaleza de las dietas, lo que dieron como resultado hábitos polífagos, engrosamientos del tejido adiposo, resistencia a la inanición, tasas metabólicas más bajas, incrementos en la eficiencia para asimilar y transferir la energía y una reducción en el tamaño (Sket, 1996; Hüppop, 2000; Iliffe y Kornicker, 2009).

También se originaron alargamientos en los apéndices en forma de cerdas o cepillos que multiplicaron y optimizaron los quimiorreceptores, higrorreceptores, termorreceptores y mecanorreceptores, mismos que son utilizados para mejorar la capacidad de encontrar el alimento (Barr, 1968; Yager, 1981; Culver, 1982; Howarth 1993; Ward *et al.*, 2000; Iliffe y Kornicker, 2009).

Asimismo, se establecieron también otras adaptaciones que respondieron a las condiciones fisicoquímicas, por ejemplo ante la falta de luz u oscuridad permanente, se fue perdiendo la pigmentación y se observó también una regresión en la capacidad ocular; además de que los ritmos biológicos como el circadiano tuvieron modificaciones (Ward *et al.*, 2000).

Ante las bajas concentraciones de oxígeno disuelto que generalmente existen en esos ambientes, se presentó un bajo consumo de oxígeno por unidad de tiempo o una reducción en el metabolismo, lo que derivó en la resistencia a la anoxia (Culver, 1982; Sket, 1996; Hüppop, 2000; Langecker, 2000; Gibert y Deharveng, 2002; Iliffe y Kornicker, 2009).

Por otra parte, Gibert *et al.* (1994) sugieren que aunque la elongación del cuerpo (vermiforme) y la pérdida de algunos órganos se dio de manera evolutiva en el reino animal en diversos hábitats, también se considera como una adaptación de algunos organismos en los sistemas anquihalinos. Asimismo, Jones *et al.* (1992) y Coineau (2000) apuntaron que existen patrones paralelos de selección en los sistemas anquihalinos que son los responsables del alargamiento del cuerpo.

De manera adicional, poblacionalmente se generaron adaptaciones tales como una tasa reproductiva baja, una reducción en la progenie, un desarrollo embrionario lento o un alargamiento en cada etapa del ciclo de vida y una mayor longevidad en las generaciones, estableciéndose mayormente la estrategia de selección *K* (Gibert *et al.*, 1994; Humphreys, 2000; Hüppop, 2000; Bishop *et al.*, 2004; Iliffe y Kornicker, 2009).

La mayor parte de las adaptaciones mencionadas se han observado sobre todo con el estudio de organismos de tallas mayores y troglobios (especies limitadas a cuevas) como peces y megacrústáceos entre otros. Sin embargo, en los sistemas anquihalinos se ha dejado de lado el estudio de organismos de tallas menores pertenecientes a la macro y meiofauna debido su exclusión por métodos de muestreo convencionales y a la dificultad de acceso a dichos sistemas; pero es indudable que se deben encaminar esfuerzos para desarrollar investigaciones de éstos hábitats.

La relevancia de examinar y analizar a la macrofauna y a la meiofauna, es que además de ser de los grupos más abundantes de acuerdo con Thulin y Jürgen Hahn (2008), estos son considerados como eslabones fundamentales en el ciclo productivo de los ecosistemas

bentónicos debido al importante papel que desempeñan como degradadores de materia orgánica, en la fijación y reciclaje de nutrientes y en la biomineralización, además del aporte energético a la trama trófica entre los más importantes (Gerlach, 1971; Coull, 1988, 1999; Higgins y Thiel, 1988).

No obstante, poco se conoce de estos dos importantes componentes (macro y meiofauna) en los sistemas anquihalinos. Por ello, es importante disponer de un conocimiento general de la estructura comunitaria, partiendo de la idea de que la estructura comunitaria de acuerdo con Dayton (1971), Drake (1990), Dauer (1993) y Attrill y Depledge (1997), es básicamente una expresión de los niveles de organización de los individuos que habitan una misma zona natural y que se encuentran lo suficientemente cerca en el tiempo y en el espacio como para tener el potencial de interactuar entre sí (factores bióticos) y con el ambiente (factores abióticos). De acuerdo con Tilman (1982), Mengue y Farrell (1989), Diaz (1992) y Attrill y Depledge (1997) la estructura comunitaria puede ser descrita y cuantificada mediante diferentes parámetros, tales como la composición taxonómica, abundancia, densidad, riqueza, diversidad, biomasa, dominancia, características morfológicas de los organismos dominantes, niveles tróficos, así como también el patrón espacial y temporal. Particularmente Diaz (1992) considera a la similitud o disimilitud en la composición y en las abundancias o densidades de las especies, como un parámetro descriptor de la estructura comunitaria.

## **Justificación**

Derivado de lo anterior, y ante todas estas características, que son tan inusuales en otros ambientes acuáticos más conocidos, resulta evidente el valor de los sistemas anquihalinos como ecosistemas únicos por sus características ambientales tan particulares y por su potencial para albergar a organismos relictos o con una serie de adaptaciones específicas (Iliffe, 1992; Gibert *et al.*, 1994; Gibert y Deharveng, 2002; Iliffe y Kornicker, 2009).

Adicionalmente, los sistemas anquihalinos resaltan también en importancia por ser ecosistemas frágiles y vulnerables ante cualquier cambio drástico que ocurra en el ambiente externo, debido a que tienen un vínculo muy estrecho con los alrededores (Sket, 1996; Escolero *et al.*, 2002; Iliffe y Kornicker, 2009).

Un claro ejemplo, es el hecho de que se han observado alteraciones ocasionadas por diversos factores, entre los que destacan cambios en los esquemas normales de circulación, bien sea por modificaciones en las características hidrogeológicas propias del sistema o por la explotación hídrica (Back y Lesser, 1981), y/o por descargas y lixiviados antropogénicos producto de actividades urbanas, industriales, agrícolas y mineras (INEGI, 2002; Foster *et al.*, 2006).

Otro tipo de situaciones que se está dando cada vez con mayor frecuencia en el estado de Quintana Roo, son las alteraciones ocasionadas por actividades humanas producto del activo desarrollo turístico, lo que se convierte en una presión a las comunidades bentónicas y modifica su hábitat natural promoviendo la pérdida de especies, por ello es urgente un conocimiento de las comunidades originales y/o actuales que habitan los sistemas anquihalinos, en virtud de que cada comunidad, cada población e incluso cada especie, constituye un patrimonio insustituible y único que contiene información de millones de años de adaptaciones evolutivas (Iliffe 1992, 2000; Sket, 1996; Juberthie, 2000; Iliffe y Kornicker, 2009).

De la misma manera exige también la evaluación y el entendimiento de las respuestas del ecosistema a las diferentes perturbaciones para que se establezca un manejo apropiado y una generación de estrategias para su protección; así como la estimación de la capacidad del ambiente y de los organismos para recuperarse después de un disturbio, es decir, la capacidad de resiliencia. Sin embargo, hasta hoy el conocimiento que se tiene de los sistemas anquihalinos es muy escaso debido a la dificultad de acceso, exploración y muestreo de los mismos.

A este efecto, y tratando de coadyuvar a su conocimiento, sobre todo al de la fauna de invertebrados, el presente trabajo se ocupó del análisis de la estructura comunitaria bentónica (macro y meiofauna) existente en dos sistemas anquihalinos (sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y sistema Aktun-Ha, cenote Carwash) localizados en el estado de Quintana Roo, México.

La elección de la macro y meiofauna radica en que además de tratarse de varios componentes de diferentes espectros o medidas, nos proporcionan una visión integral de la comunidad; esto aunado a que son elementos de gran relevancia en el marco de la ecología funcional donde su presencia constituye un excelente punto de referencia del estado y la salud de los sistemas, ya que los organismos que los integran presentan una alta especificidad por sus



hábitats, y que por su escasa motilidad, ciclos de vida cortos y alta sensibilidad, son a menudo considerados y utilizados como bioindicadores de la variabilidad del ambiente (Higgins y Thiel 1988; Kenedy y Jacoby, 1999; Baguley *et al.*, 2006; Warwick *et al.*, 2006; Sutherland *et al.*, 2007; Moreno *et al.* 2008).

## **Objetivo general**

- Analizar la estructura comunitaria (macro y meiofauna) en dos sistemas anquihalinos (sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y sistema Aktun-Ha, Carwash) del estado de Quintana Roo, México.

## **Objetivos particulares**

### **a) Por sistema anquihalino**

- Identificar al menor nivel taxonómico posible (en este caso género) los grupos presentes en el bentos, con el fin de elaborar un inventario faunístico.
- Describir la composición faunística bentónica para cada una de las diferentes zonas (caverna y cueva).
- Establecer la representatividad o importancia de los grupos taxonómicos para cada una de las diferentes zonas (caverna y cueva).
- Analizar la riqueza, diversidad y equidad por zona (caverna y cueva).
- Describir la similitud entre cada una de las zonas del sistema con sus respectivas réplicas (caverna y cueva).
- Analizar la distribución espacial para cada sistema anquihalino.
- Comparar la estructura comunitaria de las diferentes zonas (caverna y cueva).
- Analizar la estructura comunitaria y su posible relación con algunos parámetros ambientales.

### **b) Entre sistemas anquihalinos**

- Evaluar y comparar la estructura comunitaria entre los dos sistemas.

## **Hipótesis**

El enfoque primordial de este estudio que es de carácter exploratorio y de naturaleza descriptiva al responder preguntas como ¿qué organismos se encuentran en cada una de las zonas de los sistemas anquihalinos?, ¿cuántos organismos se encuentran presentes en cada zona y como están distribuidos en los dos sistemas?, hace que no se precise de una hipótesis como formalmente se definen. Sin embargo, a partir de dichas descripciones surge la siguiente interrogante: ¿existen variaciones en la comunidad tanto de la macro como de la meiofauna en los dos sistemas anquihalinos o en las diferentes zonas (caverna y cueva) muestreadas en este estudio? o ¿qué factores son los que probablemente regulen esta estructuración? Por ello, buscando ampliar este aspecto en el estudio, y tratar de dar una explicación sobre los factores que definen ésta distribución y las variaciones de la comunidad, se plantearon las siguientes hipótesis:

### **a) Por sistema anquihalino**

Ho: La estructura comunitaria es homogénea a lo largo de las diferentes zonas del sistema anquihalino (caverna y cueva) en relación con diferentes factores abióticos y por lo tanto presenta un patrón de distribución uniforme.

Ha: La estructura comunitaria es heterogénea a lo largo de las diferentes zonas del sistema anquihalino (caverna y cueva) en relación con diferentes factores abióticos y por lo tanto presenta un patrón de distribución no uniforme.

### **b) Entre sistemas anquihalinos**

Ho: La estructura comunitaria es semejante en ambos sistemas anquihalinos, no importando el gradiente espacial o progresión geográfica en distancia de la costa hacia el interior (tierra adentro).

Ha: La estructura comunitaria es diferente en ambos sistemas anquihalinos resultado del gradiente espacial o progresión geográfica en distancia de la costa hacia el interior (tierra adentro).

## Área de estudio

La península de Yucatán, donde se localizan los sistemas anquihalinos propios de este estudio, se localiza al sureste de la República Mexicana, entre las coordenadas 17° 49' y 21°36'N y 86°45' y 91°20'W; representa el 7.1% del área superficial del territorio nacional, abarcando aproximadamente 139,897 km<sup>2</sup> y comprendiendo a tres estados: Campeche (57,924 km<sup>2</sup>), Yucatán (39,612 km<sup>2</sup>) y Quintana Roo (42,361 km<sup>2</sup>) (INEGI, 2010). La península limita al norte y al oeste con el Golfo de México, al sur con la República de Guatemala y Belice, al suroeste con el estado de Tabasco y al este con el Mar Caribe; oceanográficamente es considerada como una estructura importante debido a que separa al Golfo de México del Mar Caribe (Schmitter-Soto *et al.*, 2002; Beddows *et al.*, 2007) (Fig. 1).

## Climatología y Meteorología

El clima es de tipo cálido-subhúmedo (Aw<sub>1</sub>-Aw<sub>2</sub>) con una temperatura media anual entre 25 y 25.8°C, con lluvias en verano y una precipitación media anual entre 1,225 y 1,290 mm/año de acuerdo con el sistema de clasificación de Köppen (1900) modificado por García (1988). No obstante, como resultado de la interacción existente entre el aire marino del Caribe tropical, los vientos alisios y las masas de aire polar que en invierno conforman los nortes, en el área de estudio se genera una estacionalidad caracterizada por lluvias, secas y nortes (Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

Los tres periodos climáticos tienen una duración de aproximadamente cuatro meses cada uno, por lo que la temporada de lluvias se registra durante los meses de junio hasta octubre, la temporada de nortes se presenta de noviembre a febrero y la temporada de secas comprende de marzo a mayo-junio (Gaona-Vizcayno *et al.*, 1980; Alcocer *et al.*, 1998; Tolentino Delgadillo, 2003; Medina-Gómez y Herrera-Silveira, 2006).

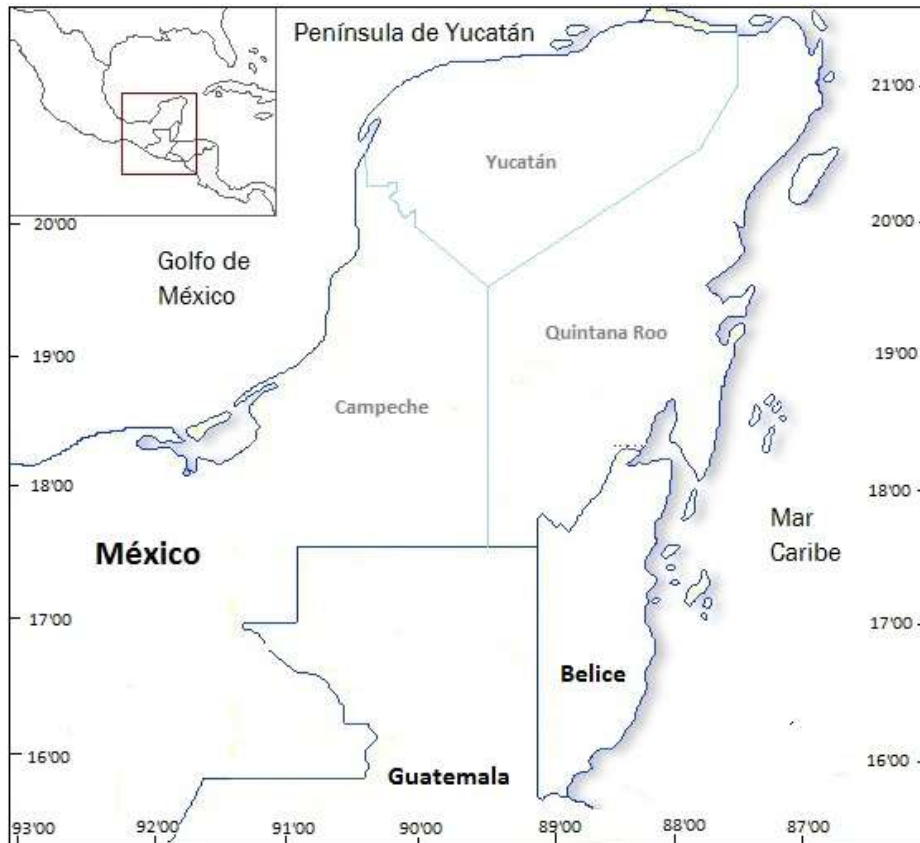


Figura 1. Ubicación geográfica de la península de Yucatán

## Geología

Geológicamente, la península de Yucatán conforma una unidad tectónica homogénea, es decir, sin plegamientos, por lo que no presenta rasgos orogénicos y aproximadamente el 90% de su superficie corresponde a altitudes inferiores a 200 msnm, lo que contrasta notablemente con el contexto orográfico nacional (Stringfield y LeGrand, 1974; Beddows *et al.*, 2007).

En general, la evolución del relieve de la península está relacionada con la actividad neotectónica (Neogeno-Cuaternario) y con fluctuaciones en el nivel del mar durante los periodos glaciales e interglaciales (Lugo-Hubp *et al.*, 1992). Sin embargo, tectónicamente, la península ha presentado estabilidad desde finales del Pleistoceno (Szabo *et al.*, 1978).

En cuanto a la sedimentología, la península de Yucatán está compuesta por un basamento metamórfico de origen pangéico continental del Paleozoico, sobre el cual se acumuló una capa gruesa de sedimentos marinos del Paleozoico Tardío, seguido por una

sedimentación continental en el Mesozoico durante el Jurásico, que a su vez subyacen a un depósito extenso de evaporitas correspondiente a una cuenca carbonatada limitada por arrecifes del Cretácico Temprano en el Mesozoico. Por encima de éstas, se encuentran calizas acumuladas en la plataforma durante el Cretácico Tardío en el Mesozoico. En la frontera de este último periodo y el Terciario-Cenozoico se presenta la estructura *kárstica* formada por el impacto del meteorito Chicxulub. Por último, la plataforma de Yucatán, conformada por calizas de periodos del Cretácico-Mesozoico (144 a 65 millones de años) al Cuaternario-Cenozoico (65 millones de años al reciente), refleja un gradiente temporal en sentido norte sur, lo cual indica una emergencia paulatina de la plataforma (López-Ramos, 1975; Beddows *et al.*, 2007).

Las secuencias más recientes de la península están compuestas por capas horizontales de calizas y dolomitas del Terciario Tardío, limitadas por depósitos periféricos del Cuaternario. Generalmente, los depósitos cercanos a las costas se originaron durante el Pleistoceno y el Holoceno; en particular, en el litoral oriental del estado de Quintana Roo algunas rocas superficiales compuestas de material arrecifal están datadas en 120,000 años (Back *et al.*, 1986).

### **Hidrología**

Debido a su naturaleza calcárea, a la porosidad de sus suelos y a su alta permeabilidad, todos ellos impedimentos importantes para la formación de corrientes superficiales de relevancia, la península de Yucatán carece de una red fluvial y dispone en cambio de numerosos escurrimientos subterráneos generados por el agua proveniente de la lluvia que se filtra y escurre a través de las fisuras del terreno moldeando la capa caliza, lo que da origen a un gran sistema de formas *kársticas* que pueden contar con cientos de metros de profundidad y decenas de kilómetros de longitud, y presentar estructuras como los sistemas anquihalinos y los cenotes. Estos dos constituyen los rasgos más importantes de la península (Gaona-Vizcayno *et al.*, 1980; Back y Lesser, 1981; Lugo-Hubp *et al.*, 1992; Suárez-Morales y Rivera-Arriaga 1998).

## Sistemas anquihalinos

El término de sistema anquihalino se utiliza para denotar cualquier estructura interior y subterránea cercana a la costa que se encuentra inundada por dos diferentes masas de agua (dulce y marina).

La generación de los sistemas anquihalinos se debe a una combinación de mecanismos de disolución por combinación de las diferentes masas de agua, por la generación de ácido carbónico y sulfhídrico ( $H_2S$ ), producto este último de la reducción de la materia orgánica; así como por el colapso de las rocas y la construcción del proceso geomorfológico de la caliza a diferentes escalas de tiempo (Gaona-Vizcayno *et al.*, 1980; Back *et al.*, 1986; Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

Asimismo, la creación de los sistemas anquihalinos está asociada a una secuencia de eventos que tienen como base las regresiones y transgresiones marinas en periodos glaciales e interglaciales, que fracturaron las rocas provocando fisuras y fallas formando pasajes, bóvedas, galerías y túneles, explicando que en los casos en que el nivel del mar descendía, dejaba tras de sí, cavidades, cuevas aéreas o bóvedas de las que posteriormente el techo se desplomaba por falta de soporte; también existieron sucesos contrarios, como el hecho de que cuando aumentaba el nivel del mar, se inundaban las cavidades ya formadas (Logan, 1969).

Iliffe (2000) menciona que la orientación principal de los sistemas anquihalinos en la península de Yucatán, es perpendicular a la costa, lo que sugiere que estos sistemas sirven como conductos de drenaje de tierra adentro hacia el mar.

Las características fisicoquímicas de los sistemas anquihalinos varían en función del tamaño y la morfología del propio sistema. En el caso de la parte aérea, esta se encuentra influenciada por el clima de la región y la precipitación. En este sentido, Gibert *et al.* (1994) y Juberthie (2000) señalan que generalmente la temperatura ambiente dentro de los sistemas anquihalinos de la península de Yucatán es cercana a la temperatura media anual de la parte superficial variando no más de  $5^{\circ}C$  entre estas dos. En cuanto a la humedad, dichos autores señalan que frecuentemente se encuentra por arriba del 95% llegando al punto de saturación.

En el ambiente acuático intervienen factores como el aporte de agua dulce, la naturaleza de la conexión marina, las fluctuaciones en la marea y la materia orgánica tanto autóctona como alóctona (Juberthie, 2000; Schmitter-Soto *et al.*, 2002; Beddows *et al.*, 2007).

Por otro lado, como ya se ha venido mencionando, una característica fundamental y permanente de los sistemas anquihalinos es la presencia de dos masas de agua estratificadas por diferencias de salinidad, existiendo agua dulce de origen meteórico o subterráneo, que flota sobre agua salina cuyo origen es la intrusión marina natural, formando entre ambas una haloclina muy bien establecida (Stock *et al.*, 1986; Alcocer *et al.*, 1999; Schmitter-Soto *et al.*, 2002). La profundidad y el espesor de esta barrera física es variable (Ilfiffe, 1992; Ilfiffe 2000; Beddows, 2004).

La haloclina es de particular importancia, ya que además de aislar las diferentes masas de agua como se mencionó anteriormente, regula el flujo de materia orgánica particulada hacia el fondo, la concentración de oxígeno disuelto y el potencial de oxido-reducción (Ilfiffe, 2000; Schmitter-Soto *et al.*, 2002). Asimismo, induce la separación de organismos dulceacuícolas y marinos (Ilfiffe, 2000; Torres Talamante, 2009) (Fig. 2).

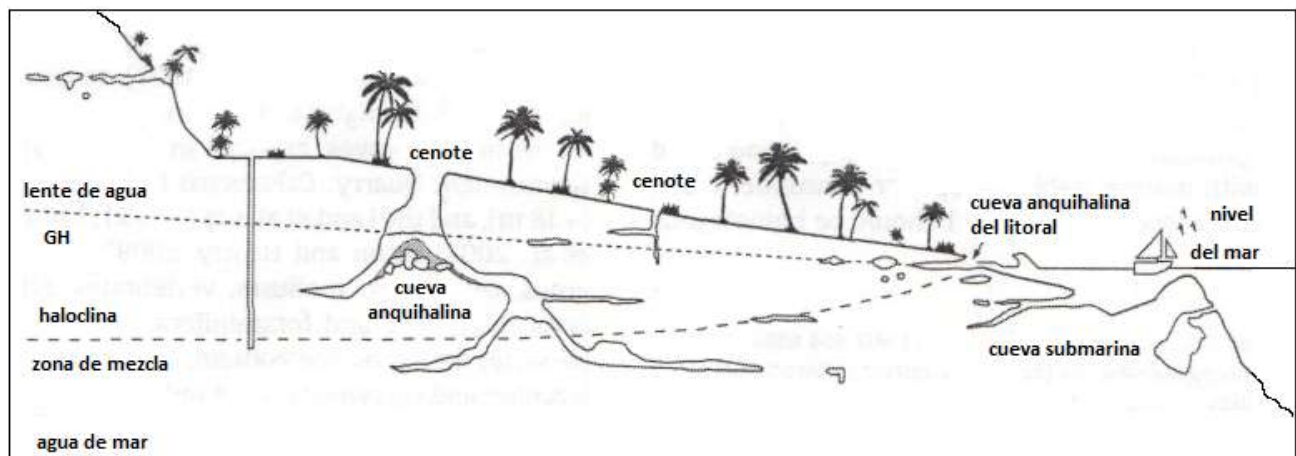
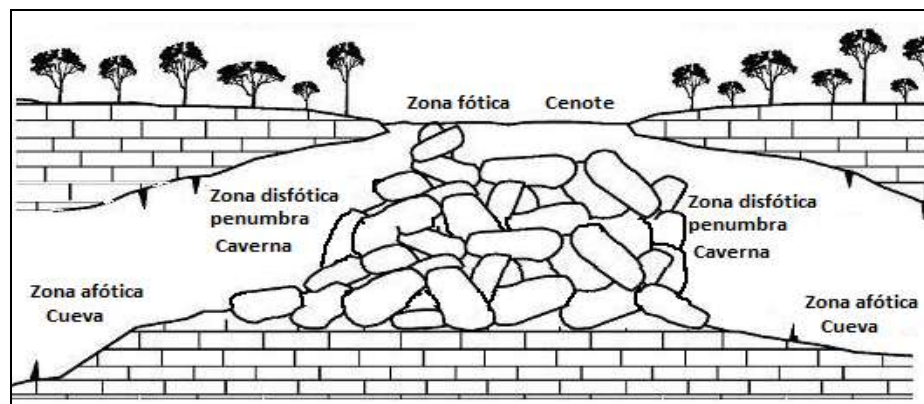


Figura 2. Componentes y características de las cuevas anquihalinas (modificada de van Hengstum *et al.*(2009). GH: Gradiente hidráulico.

Por tanto, la dinámica entre los dos tipos de agua y la formación de la haloclina dentro de los sistemas anquihalinos se encuentra sujeta a la localización del sistema respecto a la costa y a la marcada temporalidad del ciclo hídrico local (Ilfiffe, 2000; Pohlman *et al.*, 2000). En este

caso [Beddows \(2004\)](#) menciona que las oscilaciones del nivel de agua están dominadas hasta aproximadamente 5 km tierra adentro, por el bombeo de las mareas.

Otra de las características importantes de los sistemas anquihalinos, es la zonación que se observa de acuerdo con la luminosidad, misma que incluye tres áreas: una zona abierta y fótica que es el cenote, una zona de penumbra o disfótica llamada caverna y una zona de oscuridad total o afótica que corresponde a la cueva, siendo esta última la más extensa en los diferentes sistemas y en donde, por la ausencia de luz, en vez de realizarse la fotosíntesis como base de la vida orgánica, se realiza la quimiosíntesis ([Howarth, 1993](#); [Culver, 1994](#); [Juberthie, 2000](#)) ([Fig. 3](#)).



**Figura 3.** Fenómenos lumínicos en los sistemas anquihalinos y sus diferentes zonas.

## Cenotes

Los cenotes son formaciones relativamente jóvenes, generados a partir del colapso del techo de las bóvedas que conforman a los sistemas anquihalinos. Este derrumbe, es producto de un adelgazamiento de las calizas por procesos de dilución o corrosión, como se mencionó anteriormente ([Back y Hanshaw, 1978](#); [Stringfield y LeGrand, 1974](#)).

En general, la palabra cenote es utilizada genéricamente para denominar distintos tipos de orificios o cámaras con agua. En el sentido más usual, se refiere a un pozo circular de paredes rectas y escarpadas de roca caliza o dolomita, en el que queda expuesta el agua subterránea. Sin embargo, esta definición puede ser confusa, ya que existen diversas estructuras fisiográficas con diferente extensión, profundidad, simetría y forma ([Suárez-Morales et al., 1996](#)).



De acuerdo con Hall (1936) existen varios tipos de cenotes, algunos en forma de vaso con una abertura pequeña, otros se caracterizan por presentar paredes verticales, en forma de vaso y con una abertura grande. Algunos más, son tipo aguada que consisten de bóvedas o cámaras con paredes en pendiente que llevan a una poza somera y por último cenotes de tipo cueva, es decir que tienen una entrada lateral que desciende a una cámara que contiene agua.

Actualmente, Beddows *et al.* (2007) proponen clasificar a los cenotes en seis tipos según su forma, ilustrados en la figura 4: a) cenote tipo cueva caracterizada por presentar una conexión superficial horizontal generalmente pequeña, b) cenote tipo cántaro lótico, es decir, con agua fluyente, el cual se define por una conexión superficial más estrecha que el diámetro del cuerpo del agua, c) cenote de paredes verticales que generalmente son cilíndricos, d) cenote tipo léntico que como su nombre lo indica el agua fluye lentamente o a veces se el movimiento es nulo por lo que el agua se estanca, e) cenote tipo azolve que presenta un hundimiento de paredes, y f) cenote de tipo aguada. La formación tipo aguada puede ser natural o artificial y se caracteriza por que sus paredes se presentan en forma diagonal respecto al acuífero; muchos de este tipo están secos o conservan un poco de líquido en la estación pluviosa debido a que la circulación es nula y además la estratificación térmica es constante.

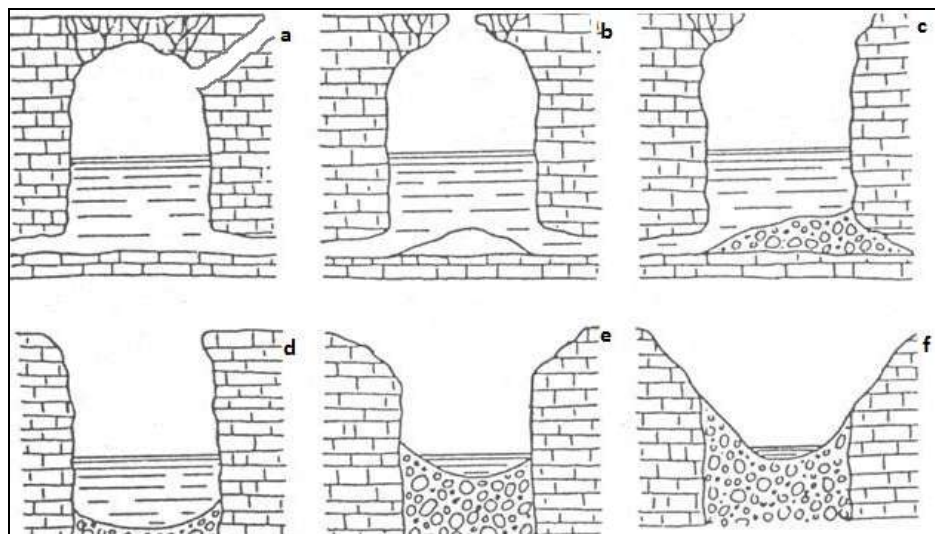


Figura 4. Clasificación morfológica de los cenotes: a) cenote tipo cueva, b) cenote tipo cántaro lótico, c) cenote de paredes verticales, d) cenote tipo léntico, e) cenote tipo azolve que y f) cenote de tipo aguada (modificada de Beddows *et al.*, (2007)).

Asimismo, [Beddows et al. \(2007\)](#) menciona que sólo en el estado de Yucatán se ha considerado la existencia de entre 7,000 y 8,000 cenotes; mientras que en los estados de Campeche y Quintana Roo, el cálculo del número de cenotes ha sido difícil por la cobertura vegetal, pero de seguro es un número similar.

Una tercera clasificación de los cenotes, pero no de forma sino de localización, está dada por [Navarro-Mendoza \(1988\)](#) que clasificó principalmente a los cenotes y con ellos a los sistemas anquihalinos, en dos tipos: a) ubicados en la línea costera (de algunos metros a 1 ó 2 km de la costa), con agua dulce y marina mezcladas de manera más o menos homogénea, que dan como resultado aguas salobres en la columna de agua, sin una haloclina muy bien establecida, donde las termoclinas son débiles y en su profundidad se nota la influencia del régimen de mareas. Este autor menciona que en este tipo de sistemas las paredes son básicamente de rocas no consolidadas y los cenotes están cubiertos por mangles y materia orgánica compacta. También señala que este tipo de sistemas muestra una fauna con componentes de origen marino que ingresan estacionalmente. De igual forma, indica que la coloración de la columna de agua puede ser amarillo-verdoso en época de lluvias y transparentes en época de secas.

b) alejados de la costa (3 a 8 km de la costa), que se caracterizan principalmente por tener agua dulce o ligeramente salobre, con una haloclina muy marcada sobre todo en las entradas de las cavernas. Los autores señalan también, que dependiendo de la época del año, se puede presentar una marcada termoclina (una capa de entre 28 y 32°C por encima de una capa de entre 24 y 25°C). Y aunque advierten que el contacto con el mar no resulta tan evidente en este tipo de sistemas como en el tipo anterior, existen fisuras o grietas que permiten la entrada y filtración de agua marina y frecuentemente se forma una capa de agua salada por debajo de la capa de agua dulce.

Por otro lado, [van Beynen \(2011\)](#) menciona que los cenotes pueden ser clasificados además de por su geomorfología o forma y localización, también por su hidrología y sus características ecológicas.

## Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote

El sistema Nohoch Nah Chich se ubica en el estado de Quintana Roo en las coordenadas geográficas 20°15.97'N, 87°23.41'W (Fig.5 a-b). Este sistema es considerado como uno de los más largos del mundo, ya que se extiende desde la costa hasta aproximadamente 5 km tierra adentro con más de 70.4 km de galerías subterráneas, de las cuales solo 22.3 km son conocidas y con un número todavía incalculable de nuevas galerías por examinar (Illiffe, 2000; Beddows 2004; Smart *et al.*, 2006).

Nohoch Nah Chich se caracteriza generalmente por ser un sistema oligotrófico resultante de la ausencia de luz, sin la cual la actividad fotosintética cesa; asimismo está sujeto a la estacionalidad con importación de materia orgánica particulada, a una temperatura constante de aproximadamente 26°C y con un bajo contenido de oxígeno disuelto ( $2 \pm 0.2\text{mg O}_2\text{l}^{-1}$ ) (Escobar *et al.*, 2002).

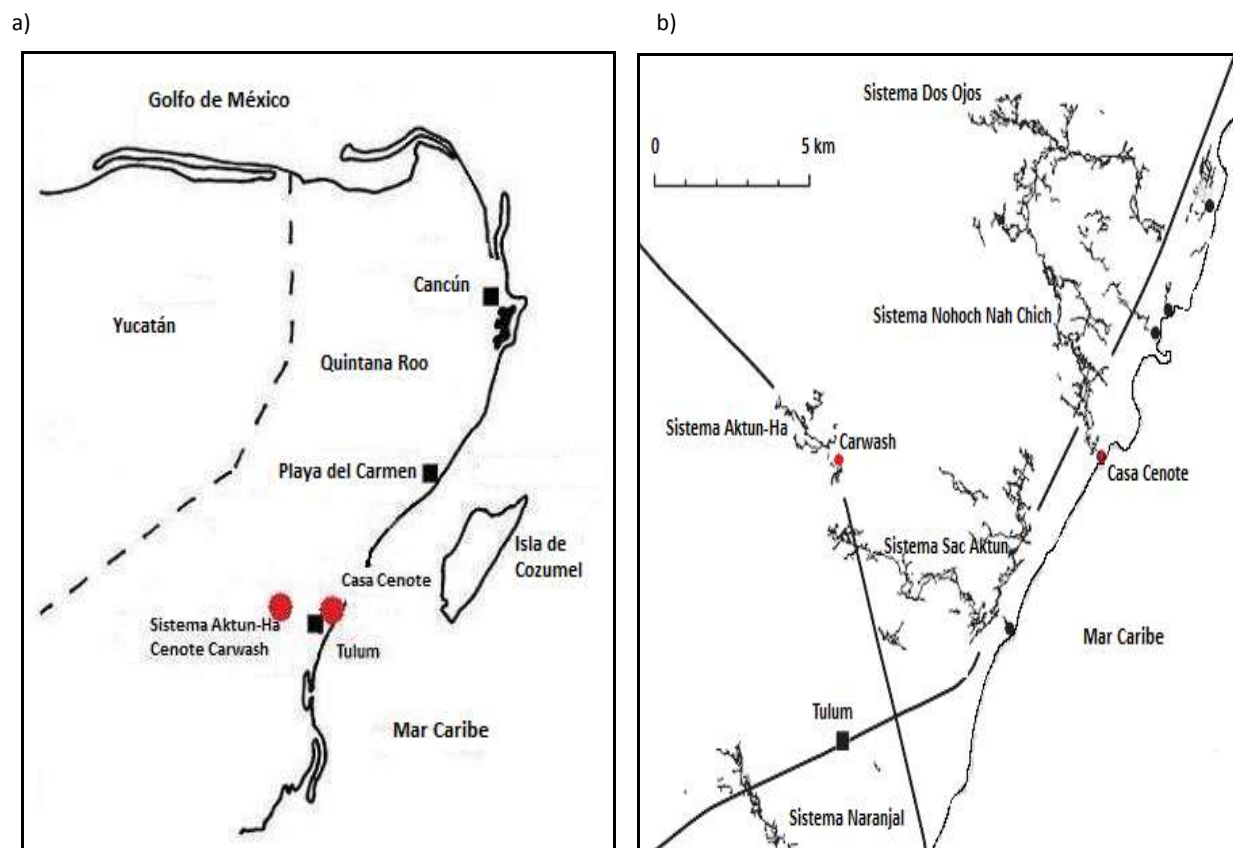


Figura 5 a-b. Localización de los sistemas Nohoch Nah Chich-Casa Cenote y Aktun-Ha cenote Carwash. a) modificado de Alcocer *et al.* (1998). b) modificado de Smart *et al.* (2006).

Casa Cenote también llamado Cenote Manatí es uno de los cenotes pertenecientes al sistema Nohoch Nah Chich, y se encuentra ubicado a una distancia de 70 m de la línea de costa. Este cenote presenta la forma de un río que serpentea a través de una zona de manglares (Trujillo-Pisanty, 2010 *comunicación personal*). Su anchura varía de 10 a 20 m y su longitud es de aproximadamente 250 m de largo por lo que su área superficial es de aproximadamente 500m<sup>2</sup>, y presenta una profundidad de entre 6 y 9 m (Alcocer *et al.*, 1999; Beddows, 2004)

El cenote se caracteriza principalmente por tener dos conexiones subterráneas. La conexión más extensa proviene del noroeste y comunica al cenote con el resto del sistema Nohoch Nah Chich y la otra, cuyo conducto es más corto, conecta al cenote con el mar, por lo que tiene un activo intercambio con el agua marina y es considerado como uno de los puntos de descarga del sistema (Beddows, 2004) (Figura 6).

Este último conducto está verticalmente estratificado de acuerdo con la salinidad. La capa del fondo está constituida únicamente por agua marina por lo que contiene una alta concentración de oxígeno disuelto con valores de saturación de casi el 70% y un pH ligeramente básico. En cambio, la capa superior está formada por agua dulce y/o salobre que presenta un pH ligeramente ácido; y entre ambas masas de agua se encuentra una haloclina localizada entre los 8 y 10 m (Pesce e Iliffe, 2002; Sánchez *et al.*, 2002; Smart *et al.*, 2006). El volumen de descarga total anual del agua marina es de  $-4.57 + 1.49 \times 10^7 \text{ m}^3/\text{año}$ , mientras que la del agua dulce es de  $-9.34 + 2.87 \times 10^7 \text{ m}^3/\text{año}$  (Beddows, 2004).

El fondo del conducto más corto está compuesto de materia orgánica y finas partículas en la parte cercana al cenote y se vuelve completamente arenoso al acercarse al mar; en ambos casos el espesor del sedimento no excede los 10 cm (Beddows, 2004).

Alcocer *et al.* (1998) señalan que las características fisicoquímicas y biológicas del agua dentro del cenote varían de acuerdo con la época que se trate (lluvias o secas), los valores máximos y mínimos de estos parámetros se presentan en la Tabla 1. Asimismo, dichos autores señalan también que el componente hídrico de Casa Cenote es utilizado con fines recreacionales, es decir, que destacan en él la realización de actividades de natación y buceo.

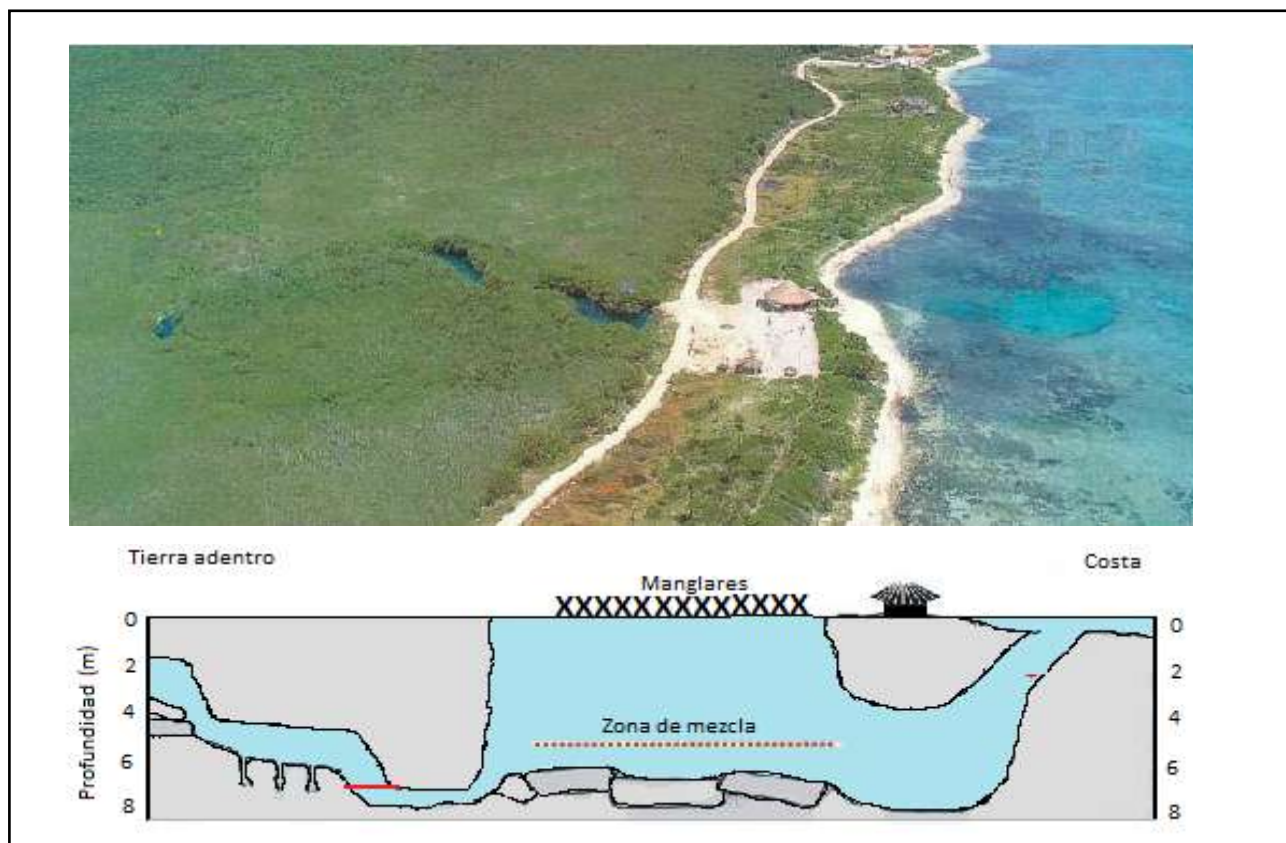


Figura 6. Trayecto subterráneo de Casa Cenote (modificado de Beddows, (2004)).

Tabla 1. Características fisicoquímicas y biológicas del agua dentro del cenote en los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash (modificada de Alcocer *et al.* (1998)).

Parámetros	Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote	Sistema Aktun-Ha, Carwash
Alcalinidad (mg/l)	134 – 292	348 – 440
Clorinidad (mg/l)	6,237-16,200	207 – 689
Fosfatos (mg/l)	> 0.05	0.007 – 0.01
Nitratos (mg/l)	0.314 – 1.023	0.627 – 1.09
Nitritos (mg/l)	> 0.006	0.0025 – 0.003
Oxígeno disuelto (mg/l)	2.17 – 7.02	2.98 – 4.68
Sulfatos (mg/l)	900 – 2,400	30 – 80
pH	6.76 – 7.92	6.70 – 7.47
Total de disueltos sólidos	12.5 – 34.6	0.5 – 1.7
Temperatura (°C)	25.6 – 28.3	25 – 28.1
Coliformes fecales	8 - 110	0 – 174

Total de sólidos disueltos en g/L y Coliformes fecales en MPN/100 ml.

### **Sistema Aktun-Ha, cenote Carwash**

El sistema Aktun-Ha se localiza a 8 km al Noroeste de Tulum, Quintana Roo y a 8.6 km de la costa del Caribe (Gabriel *et al.*, 2009) en las coordenadas 20°16.48'N, 87°29.74'W (Fig. 5 a-b).

El sistema Aktun-Ha tiene una extensión aproximada de 2,800 m, con una profundidad máxima de 26 m (Fig. 7). Este sistema está influenciado por diferentes masas de agua, presentándose una haloclina linear promedio a los 20 m en áreas con influencia marina (Beddows, 2004, 2007). La máxima velocidad de flujo calculada para este sistema es de 1 cm/s (Moore *et al.*, 1992). Herrera-Silveira (2004) advierte que el oxígeno disuelto presente dentro de las cuevas de este sistema es en promedio de 2 ml/l menos que en el cenote, o con valores por debajo de 1 ml/l.

Por otra parte, van Hengstum *et al.* (2010) indican que la mayoría de la materia orgánica existente en este sistema se deriva principalmente de fuentes terrestres aunque en ocasiones hay adiciones de recursos acuáticos.

Uno de los cenotes que conforma al sistema Aktun-Ha es el Cenote del Rancho de los Tres Hermanos actualmente llamado Carwash, y conocido con este nombre porque los recursos hídricos que proporciona, son utilizados para actividades antropogénicas como el lavado de automóviles (Suárez-Morales, *et al.*, 1996; Rocha *et al.*, 1998).

El cenote Carwash se caracteriza por tener una abertura ovalada de aproximadamente 46 a 50 m de longitud y 15 de ancho; cuenta con un área superficial de aproximadamente 1,000 m<sup>2</sup> y con una profundidad máxima de 5 a 6 m con fondo rocoso (Alcocer *et al.*, 1998, 1999; Rocha *et al.*, 1998; van Hengstum *et al.*, 2008; Gabriel *et al.*, 2009). La mayor parte del fondo del cenote está cubierto de algas que forman una especie de alfombra y también se caracteriza por la presencia de peces especialmente *Astyanax mexicanus* (van Hengstum *et al.*, 2008).

Alcocer *et al.* (1998) mencionan algunas características físicoquímicas y biológicas de este cenote, tanto en época de lluvias como de secas (Tabla 1). De acuerdo con Beddows (2004) y Beddows *et al.* (2007), las condiciones físicoquímicas tanto del sistema como del cenote se encuentran estacionalmente estables, esta información tiene su base en los monitoreos periódicos realizados desde el 2000 hasta el 2007.

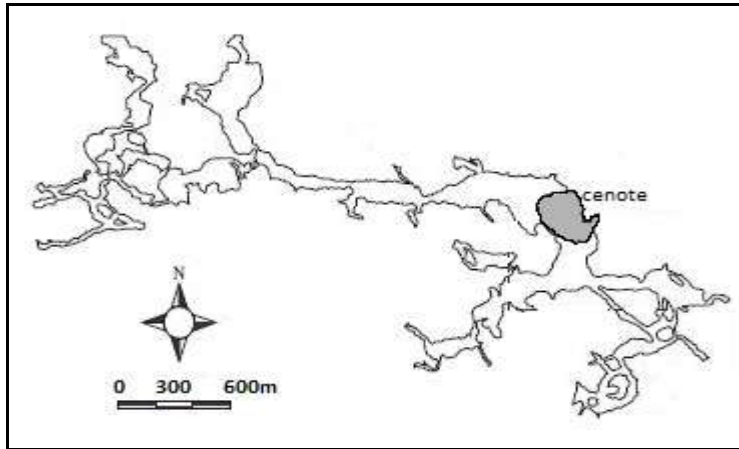


Figura 7. Extensión total del sistema Aktun-Ha y localización del cenote Carwash (modificado de van Hengstum *et al.* (2010).

## Antecedentes

- **Península de Yucatán**

El estudio de los sistemas anquihalinos en la península de Yucatán es relativamente reciente. Las primeras exploraciones fueron realizadas por el Instituto Carnegie de Washington a principios del siglo XX, por Hall (1936), Pearse (1936,1938) y Pearse *et al.* (1936), quienes realizaron una descripción del ambiente físico-químico y propusieron una clasificación de los cenotes de acuerdo con su geomorfología y antigüedad.

Los estudios biológicos se iniciaron con Creaser (1936, 1938), Furtos (1936, 1938), Pearse (1936,1938), Wilson (1936), Chitwood (1938), Hobbs (1938) y Hubbs (1938) que trabajaron en diferentes sistemas anquihalinos recolectando un total de 306 especies tanto terrestres como acuáticas, de las cuales solo 28 fueron consideradas como troglobias, es decir, especies limitadas a cuevas.

Sin embargo, después de esas fechas, es decir después de la década de los años treinta del siglo XX, no se dio continuidad a estos estudios y no fue sino hasta los años 70's con los trabajos de Hobbs y Hobbs (1976), Hobbs *et al.* (1977), Redell (1977) y Hobbs (1979) que se retomaron dichas investigaciones en aproximadamente 261 cuevas y cenotes dando como resultado un incremento en las especies registradas, pasando de 306 a 565, de las cuales solo 115 se localizaban en cenotes y 46 de estas últimas eran especies acuáticas.

Posteriormente, Wilkens (1982), Iliffe (1992, 1993), Moravec *et al.* (1995), Kornicker e Iliffe (1998), Rocha *et al.* (1998), Suárez-Morales y Rivera-Arriaga (1998), Botosaneanu e Iliffe

(2000), Fiers *et al.* (2000), Rocha *et al.* (2000), Schmitter-Soto *et al.* (2002a, 2002b), Suárez-Morales *et al.* (2002), Suárez-Morales (2003), Cervantes-Martínez *et al.* (2002), Suárez-Morales *et al.* (2004) y Zambrano *et al.* (2006) continuaron las investigaciones, aunque marcando algunas diferencias, ya que la mayor parte de los autores anteriores pusieron mayor énfasis en el estudio de organismos de tallas mayores y troglobios como peces y megacrustáceos entre otros, dejando de lado a los organismos de tallas menores pertenecientes a la macro y meiofauna.

En la actualidad, los estudios realizados en sistemas anquihalinos son especialmente de carácter evolutivo, filogenético y filogeográfico; entre ellos destacan, el análisis de las relaciones intraespecíficas del camarón *Typhlatya mitchelli* a través de la secuencia mitocondrial realizado por Webb (2003) y el del análisis de la estructura filogeográfica por medio de dos genes mitocondriales del crustáceo decápodo *Creaseria morleyi* Creaser 1936 realizado por Botello y Álvarez (2010).

- **Estado de Quintana Roo**

En el caso particular del estado de Quintana Roo, se han realizado estudios para caracterizar algunos de los sistemas anquihalinos del estado. Entre ellos se encuentra el trabajo de Pohlman *et al.* (1997), en el que se mencionó que en el sistema Naranjal localizado a 5 km de la costa y con casi 20 km de longitud, existen tres reservorios potenciales de materia orgánica que son los que soportan las cadenas tróficas a lo largo de todo el sistema anquihalino. Dichas afirmaciones basadas en análisis de isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  permiten plantear que el primer reservorio de los sistemas anquihalinos procede de los tapetes algales transportados por el flujo desde el cenote hacia gran parte del sistema anquihalino y sostienen a la comunidad que habita por encima de la haloclina. El segundo alude a la materia orgánica particulada procedente de la superficie y que se filtra a través de fisuras a todo el sistema. El último reservorio se refiere a la materia particulada proveniente del mar que es acarreada por las mareas y se distribuye también a diversas partes del sistema.

Asimismo, han destacado trabajos sobre la composición taxonómica presente en diferentes sistemas, entre ellos se encuentra el estudio de Kensley (1988) en el que señaló la



presencia de nuevas especies de crustáceos decápodos como *Agostocaris bozanici* en el cenote Xcan-Ha y *Yagerocaris cozumel* en el cenote Aerolito y la cueva Quebrada; además de presentar nuevos registros como el de *Somersiella sterreri* Hart y Manning, 1981 y *Janicea antiguensis* Chace, 1972, también en la cueva Quebrada, Cozumel, Quintana Roo.

Por su parte, Navarro-Mendoza y Valdés-Casillas (1990) en su estudio de la ictiofauna en ocho cenotes y tres grutas de la parte centro-oriental de Quintana Roo, señalaron cinco nuevos registros: *Anguila rostrata* (Le Sueur, 1917) en el cenote Cristal, *Synbranchus marmoratus* (Bloch, 1795) en los cenotes Cristal y Salvaje, *Ophisternon infernale* (Hubbs, 1938) en los cenotes Cristal, Catedrales y Santo Domingo y *Thyphliasina pearsei* (Hubbs, 1938) y *Lucifuga sp* también en los cenotes Cristal y Catedrales.

Moravec y Vargas-Vázquez (1996) describieron la parte final del ciclo de vida del nemátodo *Procamallanus (Spirocamallanus) neocaballeroi* (Caballero-Deloya, 1977) a partir de una serie de experimentos en condiciones de laboratorio sobre la fases parasitarias en el copépodo *Mesocyclops sp.* y en el pez *Astyanax fasciatus* (Cuvier); todos ellos fueron recolectados en el Gran Cenote y cenote Carwash.

Schmitter-Soto (1999), al estudiar también la composición y distribución de la ictiofauna de sistemas anquihalinos detectó en la región 59 especies ícticas, distinguiendo por medio de un análisis de agrupamiento dos asociaciones principales de peces que pueden denominarse salobre y dulceacuícola; la dulceacuícola puede dividirse a su vez en un grupo de amplia distribución y otros tres restringidos geográficamente.

Sternberg y Schotte (2004) advirtieron la presencia de una nueva especie de crustáceo decápodo *Procaris mexicana* en sistemas anquihalinos de Cozumel, Quintana Roo. Asimismo, evidenciaron las posibles relaciones de parentesco entre esta nueva especie y las diferentes especies del mismo género (*P. ascensionis* Chace y Manning, 1972, *P. chacei* Hart y Manning, 1986, y *P. hawaiiiana* Holthuis 1973), así como también con el género *Vetericaris* Kensley & Williams, 1986.

Cervantes-Martínez *et al.* (2005) analizaron la abundancia, distribución y la migración vertical del copépodo *Mastigodiatomus nesus* (Bowman, 1986) en función de la concentración de nutrientes en diferentes épocas en el Minicenote, resultando que el tamaño de los

copépodos se encuentra influenciado por la disponibilidad de alimento y la concentración del mismo dependiendo la época del año.

Suárez-Morales e Iliffe (2005) describieron al copépodo *Exumella tsonot* encontrado en el sistema anquihalino llamado Ponderosa; asimismo, con este organismo proporcionaron el primer registro en México de un copépodo perteneciente a la familia Ridgewayiidae.

Asimismo, Suárez-Morales *et al.* (2006) refirieron la presencia de una nueva especie de copépodo perteneciente a la familia Epacteriscidae llamada *Balinella yucatanensis*, en los cenotes Ponderosa, Mayan Blue y 27 Pasos. Los autores también mencionaron que todos los ejemplares recolectados se encontraron debajo de la haloclina, es decir, en agua salina.

Torres Talamante (2009) señaló que el crustáceo remipedio *Speleonectes tulumensis* Yager, 1987, en el sistema llamado Crustacea localizado a 500 m del mar, presenta la mayor abundancia en el mundo y un patrón de distribución espacial agregado relacionado probablemente con la concentración de oxígeno disuelto. Asimismo, menciona que en este sistema *S. tulumensis* presentó un tamaño superior al resto de las poblaciones de la región, resultado de la disponibilidad de más de una fuente de alimento, ya que potencialmente consume áfidos, anfípodos, bacterias, hongos y detrito.

Trujillo-Pisanty *et al.* (2010) realizaron un estudio de la composición faunística de crustáceos peracáridos en el cenote Aerolito. Dichos autores obtuvieron un total de 8,823 organismos de tres especies de anfípodos: *Melita longisetosa* Sheridan, 1980, *Melita planaterga* Kunkel, 1910 y *Parhyale hawaiiensis* Dana, 1853, además de una especie de tanaidáceo *Hargeria rapax* Harger, 1879, constituyendo las cuatro especies nuevos registros para Cozumel.

Solís-Marín y Laguarda-Figuera (2010) describieron a *Copidaster cavernicola* n. sp. una nueva especie de estrella de mar encontrada en un sistema anquihalino del Caribe, en Cozumel, México. Los autores refieren esta especie como endémica y como la primera especie troglobia y cavernícola de equinodermo que es descrita.

Frontana-Urbe y Solís-Weiss (2011) realizaron el primer registro de poliquetos en cenotes y sistemas anquihalinos de México. Lo anterior se logró a partir de una serie de muestreos a lo largo del Cenote Aerolito, uno de los 18 cenotes presentes en Cozumel donde

resultaron un total de 1,518 organismos pertenecientes a cinco familias (Paraonidae, Capitellidae, Nereididae, Dorvilleidae, y Syllidae), diez géneros y once especies.

- **Sistemas anquihalinos correspondientes a este estudio**

Con relación a los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, cenote Carwash, correspondientes a este estudio, existen trabajos como el de [Beddows \(2004\)](#) relacionados con la hidrodinámica y algunos procesos hidroquímicos, mismos que fueron considerados en el capítulo anterior para caracterizar el área de estudio.

De acuerdo con la composición taxonómica, se han realizado estudios a diferentes escalas, por ejemplo en cuanto a la microfauna [Alcocer \*et al.\* \(1998\)](#), en su análisis bacteriológico, mencionan que al determinar el potencial de uso como fuente de abastecimiento de agua potable, las muestras de ambos cenotes (Casa Cenote y Carwash) excedieron los criterios establecidos por la Norma Mexicana Para Agua Potable (NMAP); sobre todo Casa Cenote que presentó altos contenidos de TDS (total de sólidos disueltos), por lo que no se reconoció como fuente de abastecimiento de agua potable.

Asimismo, [Alcocer \*et al.\* \(1999\)](#) mencionaron que al comparar la densidad del bacterioplancton entre Casa Cenote y Carwash en diferentes estratos (epiclina, haloclina e hipoclina) éstos resultaron generalmente bajos indicando condiciones oligotróficas a ultraoligotróficas, sobretodo en la epiclina de Casa Cenote en donde se presentó una densidad de  $5.8 \pm 0.35 \times 10^2$  células/ ml.

En relación al fitoplancton, [Sánchez \*et al.\* \(2002\)](#) observaron que la distancia del lugar del muestreo o del cenote respecto a la costa fue un factor determinante en la composición de las especies. Por tanto, Casa Cenote ubicado cerca del litoral y con mayor influencia marina, presentó entre 42 y 50 especies conteniendo únicamente diatomeas; mientras que en el cenote Carwash localizado a 8 km de la costa se registraron entre 26 y 32 especies entre cianobacterias, diatomeas y algas verdes.

Con respecto a la meiofauna perteneciente a la tanatocenosis, se cuenta con los trabajos de [Gabriel \*et al.\* \(2009\)](#) y [van Hengstum \*et al.\* \(2010\)](#) en el sistema Aktun-Ha cenote Carwash. En el primer trabajo a partir de diferentes indicadores entre los que destacan los foraminíferos,

ostrácodos y gasterópodos, los autores analizaron la evolución paleoambiental del cenote Carwash con un núcleo de 61 cm denotando que hace aproximadamente 6,800 años el nivel del mar estuvo 4 m por debajo del nivel actual, lo cual es consistente con modelos del Caribe.

Por otro lado, [van Hensgtum et al. \(2010\)](#), al realizar diversos análisis sobre geoquímica ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  y C/N) y microfósiles (foraminíferos y tecamoebianos) en el sistema Aktun-Ha, determinaron que la salinidad registró variaciones, específicamente tres veces durante el Holoceno tardío (~4,200 años a la fecha), esto relacionado con los diferentes patrones de precipitación en la región, consecuencia de la migración de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT).

Por otro lado, [Rocha et al. \(1998\)](#) describieron una nueva especie de copépodo *Halicyclops centicola*, presente en diversos cenotes de la península de Yucatán, sobre todo en el cenote Carwash. En ese trabajo refieren el dimorfismo sexual de la especie y las diferencias existentes entre ésta y el resto de las especies del género *Halicyclops*.

En cuanto a la megafauna, específicamente crustáceos decápodos, [Escobar et al. \(1997\)](#) describieron una nueva especie de crustáceo decápodo *Calliasmata nohochi* en el sistema Nohoch Nah Chich y sistema Naranjal.

Acerca de crustáceos pecáridos, [Escobar et al. \(2002\)](#) al analizar la microanatomía externa del cefalotórax en el isópodo troglobio *Creaseriella anops* (Creaser, 1936) recolectado en el sistema Aktun-Ha, señalaron que la ornamentación cuticular ayuda a mejorar la comunicación química, la defensa interespecífica, la sensibilidad mecánica y la termorregulación de los organismos de dicha especie.

Posteriormente, [Sánchez-Rodríguez \(2008\)](#) en su estudio de la distribución de la abundancia de la misma especie de isópodo, observó que ésta varía conforme a la disponibilidad de materia orgánica, registrando que en sistemas de amplio acceso como Aktun-Ha, cenote Carwash, donde existe un mayor aporte de nutrientes, se presenta una mayor abundancia de organismos (472) en comparación con otros sistemas con entradas más cerradas como el de Nohoch Nah Chich.

## Material y métodos

### Trabajo de campo

La colecta del material sedimentario fue producto de un muestreo realizado en el mes de abril del 2008 en dos sistemas anquihalinos (sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y sistema Aktun-Ha, cenote Carwash) localizados en el estado de Quintana Roo, México, en el marco del proyecto institucional “Estudio de la macrofauna de los litorales del Caribe Mexicano”. Dicho muestreo se realizó mediante buceo autónomo SCUBA (por sus siglas en inglés) en cavernas y cuevas de ambos sistemas por personal capacitado del Laboratorio de Ecología y Biodiversidad de Invertebrados Marinos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

En cada sistema anquihalino se ubicaron tres estaciones de muestreo en donde se tomaron cuatro réplicas (M, R1, R2 y R3), esto con el fin de observar la variabilidad natural de la comunidad y verificar la hipótesis planteada acerca de la similitud o disimilitud de los sitios muestreados, además de obtener representatividad estadística para los análisis contemplados. La distancia entre réplicas fue de entre 30 y 42 cm, ello basado en los señalamientos de [Underwood y Chapman \(2005\)](#) que mencionan que los procesos ecológicos que causan los patrones espaciales operan a escalas de 30 cm o a escalas más pequeñas, específicamente indican que una escala de aproximadamente 15 cm proporciona una imagen más precisa de la variabilidad espacial de los organismos.

Las muestras de sedimento se obtuvieron por medio de un nucleador cilíndrico de acrílico con volumen de 70 ml (2.68 cm de diámetro y 12.5 cm de longitud) y un área superficial de 5.641 cm<sup>2</sup>. Las medidas del nucleador se establecieron de acuerdo con los estándares propuestos por [Sommerfield \*et al.\* \(2005\)](#).

En Casa Cenote, sistema Nohoch Nah Chich se establecieron dos estaciones de muestreo dentro del conducto más corto, una en la zona cercana al ambiente marino correspondiente a la estación 10 (M, R1, R2 y R3) y otra cercana al cenote perteneciente a la estación 9 (M, R1, R2 y R3); finalmente la tercera estación se situó en una galería próxima al cenote por debajo de la zona de manglares que corresponde a la estación 8 (M, R1, R2 y R3) ([Fig. 8 y Tabla 2](#)).

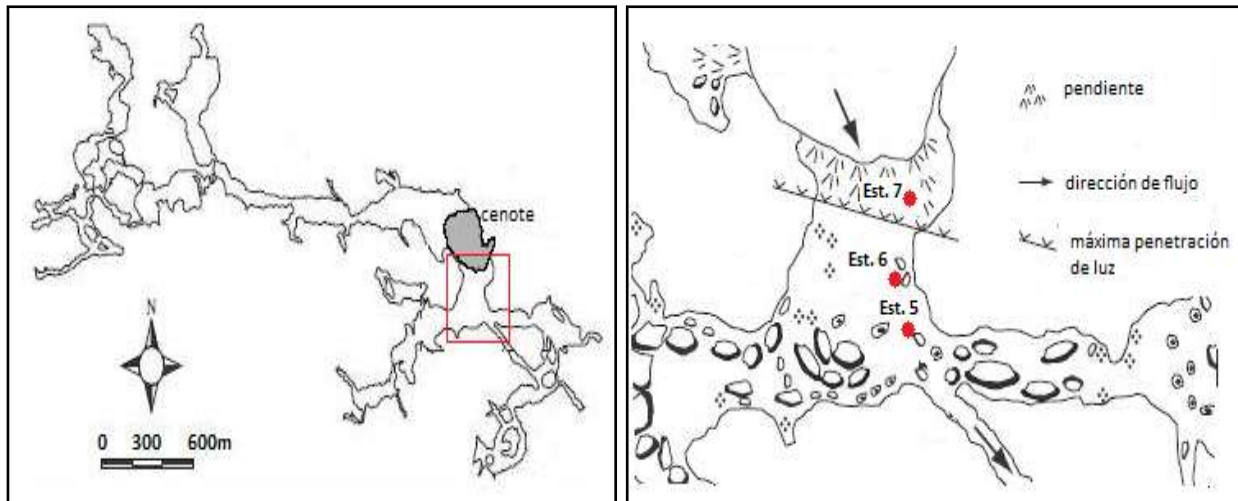


Figura 8. Localización de las estaciones de muestreo dentro del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote (Esquema del sistema modificado de Beddows, (2004)).

Tabla 2. Características de las estaciones de muestreo en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

Estación	Localización	Fenómeno lumínico	Zona del sistema	Profundidad (m)
E8 (M, R1, R2 y R3)	Galería próxima al cenote	Disfótico	Caverna	5
E9 (M, R1, R2 y R3)	Pasaje hacia el mar parte intermedia	Afótico	Cueva	8
E10 (M, R1, R2 y R3)	Pasaje hacia el mar parte externa	Afótico	Cueva	8

En el caso de Carwash, sistema Aktun-Ha, se establecieron tres estaciones de muestreo dentro de la galería, la estación 7 (M, R1, R2 y R3) correspondiente a caverna y las estaciones 5 y 6 (M, R1, R2, y R3) pertenecientes a cueva (Fig. 9 y Tabla 3).



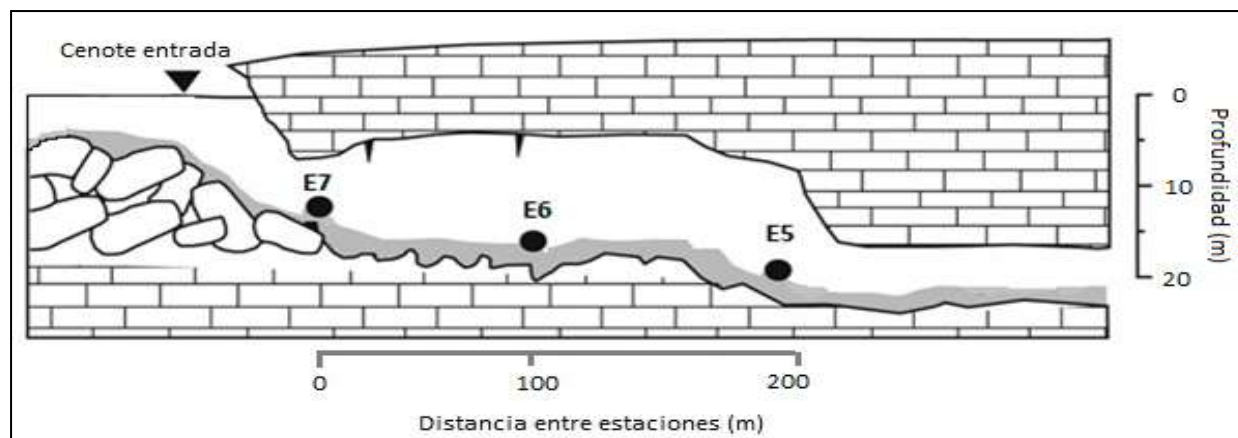


Figura 9. Localización de las estaciones de muestreo dentro del sistema Aktun-Ha, Carwash (Esquema del sistema modificado de van Hengstum *et al.*(2010)).

Tabla 3. Características de las estaciones de muestreo en el sistema Aktun-Ha, Carwash.

Estación	Localización	Fenómeno lumínico	Zona del sistema	Profundidad (m)
E5 (M, R1, R2 y R3)	Estación interna dentro de galería	Afótico	Cueva	18
E6 (M, R1, R2 y R3)	Estación intermedia dentro de galería	Afótico	Cueva	15
E7 (M, R1, R2 y R3)	Estación externa dentro de galería	Disfótico	Caverna	10

Cada muestra se colocó en frascos previamente etiquetados con el nombre del proyecto, nombre del sistema, estación y número de réplica. El material se fijó en formol y después se preservó con etanol al 70%. Se le añadió una solución de Rosa de Bengala como colorante para teñir a los organismos y así facilitar su separación.

Debido a las dificultades que presenta el ingreso a dichos sistemas, se registraron únicamente datos de parámetros fisicoquímicos de los sistemas anquihalinos como temperatura del agua superficial y de fondo, salinidad y oxígeno disuelto con un Hydrolab Data Sonde 4<sup>a</sup>. Asimismo, se estableció el efecto del nivel de marea por día de muestreo cerca del área de estudio (Puerto Morelos, Quintana Roo) con base en datos del CICESE (<http://oceanografia.cicese.mx/predmar/>) (Tabla 4).

**Tabla 4.** Nivel de marea y horarios en Pto. Morelos, Quintana Roo.

<b>Día</b>	<b>Hora</b>	<b>Altura (cm)</b>	<b>Tipo</b>
17 abril	00:51	8	Bajamar
	06:24	17	Pleamar
	12:44	-4	Bajamar
	19:40	21	Pleamar
18 abril	01:24	9	Bajamar
	06:54	17	Pleamar
	13:22	2	Bajamar
	20:15	16	Pleamar
19 abril	02:00	9	Bajamar

La tabla anterior se interpretó tomando en cuenta que 0 cm corresponde a la bajamar media inferior (BMI), a los 12 cm el nivel medio (NM) y a los 25 cm la pleamar media superior (PMS).

### **Trabajo de laboratorio**

Las muestras fueron trasladadas al Laboratorio de Ecología y Biodiversidad de Invertebrados Marinos para ser procesadas. Inicialmente se determinó la consistencia y coloración del sedimento húmedo definidas con base en la Tabla de Colores de Munsell donde se obtuvo color, matiz (variación de los tintes) y croma (fuerza del color), todo ello con el objeto de establecer el origen y la composición del mismo.

Posteriormente, cada una de las muestras fue colocada en un tamiz metálico con apertura de malla de 0.5 mm a la cual se le aplicó una corriente suave de agua, con el fin de separar los componentes de la macrofauna; después, el sobrante fue nuevamente cribado con un tamiz de 0.062 mm de apertura de malla para retener a la meiofauna y eliminar el sedimento más fino tal como lo plantearon Somerfield y Warwick (1996).

Posteriormente, el sedimento se colocó en una caja de Petri cuadrículada y se extrajeron y separaron los organismos bajo un microscopio estereoscópico Olympus SZ a diferentes aumentos (máximo 4.5x). Simultáneamente a las actividades anteriores, se realizó una cuantificación de la pre-identificación al nivel jerárquico taxonómico más alto posible (Phylum, Clase y en algunos casos hasta Orden) de acuerdo con Brusca y Brusca (2005). Los ejemplares fueron depositados en viales y conservados en etanol al 70% para ser procesados e identificados hasta nivel genérico. Es necesario señalar que se llegó hasta nivel de género aplicando el



concepto de suficiencia taxonómica, que consiste en determinar y utilizar el nivel taxonómico suficiente o más alto posible que equilibre la necesidad del conocimiento de la ecología de la comunidad o su respuesta ante las modificaciones del ambiente sin perder el vigor estadísticamente significativo (Ellis, 1985; Maurer, 2000).

Cabe mencionar que la identificación de los distintos organismos bentónicos implicó una inversión considerable de tiempo, debido a que se trataba de grupos cuya identificación es compleja y presenta grandes diferencias entre sí. Por ello, se requirió de diversos métodos que precisaron de un vasto conocimiento y mucha experiencia, por lo que se recurrió a expertos en la materia para solicitarles asesoría.

Para el caso de los nemátodos, se realizaron preparaciones semipermanentes en donde estos organismos se fijaron y montaron con lactofenol en porta y cubreobjetos, se sellaron con barniz transparente y se dejaron secar por dos semanas. A continuación, se realizó su identificación bajo un microscopio óptico a 100x revisándose cuidadosamente las estructuras del organismo que son básicas en taxonomía como tipo de cutícula, formas de la cabeza y la cavidad bucal, presencia o ausencia de dientes, tamaño y forma del afidio y del esófago, longitud del intestino, posición de las gónadas, tipo y longitud de la parte posterior y posición del poro excretor. La bibliografía especializada, tomada como base para las identificaciones en este grupo, fue la de Chitwood y Chitwood (1977), Platonova y Galtsova (1985) y Eyaleme-Abebe *et al.* (2006).

Por su parte, los anfípodos fueron identificados a nivel genérico con base en las claves y descripciones propuestas por Myers (1970), Heard (1982) y LeCroy (2002); mientras que para los oligoquetos se dispuso de los trabajos de Brinkhurst *et al.* (1974, 2001) y Milligan (1995, 1997).

En el caso de los poliquetos, éstos se tiñeron con azul de metileno con el fin de observar estructuras morfológicas relevantes; y al igual que los grupos anteriores, se identificaron bajo un microscopio óptico a 100x y con base en las claves propuestas por Rouse y Fauchald (1997), De León-González *et al.* (2009) y el trabajo de Frontana-Urbe y Solís-Weiss (2011).

En el caso de los copépodos, algunos organismos fueron disectados y colocados en preparaciones semipermanentes con glicerina o lactofenol, en porta y cubreobjetos y sellados

con barniz transparente. La disección se realizó para verificar estructuras de especial valor taxonómico como los apéndices cefálicos, la anténula, antena, mandíbula, maxílula, maxila y maxilípodo, entre otros; además se analizó cada uno los cinco pares de patas natatorias con su correspondiente endópodo y exópodo y en cada uno, espinas y setas, así como la rama caudal. Las claves utilizadas fueron la de [Huys \*et al.\* \(1996\)](#) y [Wells \(2007\)](#).

Cabe señalar que la separación del grupo de los foraminíferos se dejó hasta el final debido a que el procedimiento presenta cierta complejidad, como el hecho de que las muestras primero tuvieron que ser deshidratadas y posteriormente divididas mediante el fraccionador de Otto, con la finalidad de realizar más eficazmente la separación de estos organismos y de que el tamaño de muestra fuera estadísticamente representativo con una alícuota de entre 300 y 500 organismos ([Bé, 1959](#); [Bradshaw, 1959](#); [Parker, 1962](#); [Boltovskoy, 1965](#)).

Una vez extraídos, los foraminíferos se depositaron en placas micropaleontológicas con dimensiones de 75x25 mm etiquetadas e impregnadas de goma de tragacanto. Posteriormente se identificaron utilizando bibliografía especializada como [Galloway \(1933\)](#), [Loeblich y Tappan \(1964a, 1964b\)](#), [Poag \(1981\)](#), [Wynn-Jones \(1994\)](#) y [Armstrong \*et al.\* \(2005\)](#).

Una vez identificados los organismos, para complementar la información del estudio y atender uno de los objetivos particulares planteados, se realizó una exhaustiva revisión bibliográfica sobre los requerimientos físicoquímicos o ambientales de los géneros identificados. Además del tipo de hábitat, su relación con el sustrato y sus estrategias alimenticias e información sobre su distribución geográfica y local fueron tomados en cuenta.

En el caso de los nemátodos se relacionó la morfología de la cavidad bucal de los diferentes géneros con los tipos de alimentación propuestos por [Wieser \(1953\)](#), [Jensen \(1987\)](#) y [Adao \*et al.\* \(2009\)](#) destacando los siguientes grupos: detritívoros selectivos (1A), detritívoros no selectivos (1B), herbívoros (2A) y omnívoros, carroñeros y predadores (2B).

Respecto a los foraminíferos se tomaron como base los trabajos de [Corliss \(1985, 1991\)](#), [Corliss y Chen \(1988\)](#), [Rosoff y Corliss \(1992\)](#), [Tyszka \(1994\)](#) y [Reolid \*et al.\* \(2008\)](#) a partir de los cuales se relacionó la morfología de la testa de los foraminíferos con diferentes estilos de vida (epifauna, semi-infauna e infauna) y estrategias de alimentación. Asimismo, para este grupo se tomaron fotografías con Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), en este caso tipo JOEL JSM

5600 LV en las instalaciones de la Universidad de Plymouth, Inglaterra con el fin de determinar, basados en la clasificación de Buchan (2006), el nivel de alteración en las testas en cada una de las estaciones de los sistemas anquihalinos de estudio. Con este dato, se pudo inferir el carácter energético del ambiente en el que fueron encontrados.

### **Procedimiento analítico**

Se elaboraron matrices de abundancia absoluta y de abundancia estandarizada a un área superficial definida de 10 cm<sup>2</sup>, lo que permitió a su vez obtener la densidad. Se utilizó la unidad en centímetros (10 cm<sup>2</sup>) en vez de metros (1 m<sup>2</sup>) con base en el señalamiento de McIntyre y Warwick (1984) quienes mencionaron que las unidades de área más pequeñas, son generalmente más adecuadas para realizar análisis sobre las densidades. En este caso Vincx (1996) señala que en 1 m<sup>2</sup> podrían encontrarse entre 1 y 10 millones de organismos, número que sería excesivo según Carman y Fry (2002). Por otro lado, Higgins y Thiel (1988), Fleeger *et al.* (1988), Palmer (1990), Baguley y Coull (2011, *comunicación personal*) señalaron que el área utilizada como medida estándar para el análisis de la meiofauna es de 10 cm<sup>2</sup> ya que en esta área todas las especies susceptibles de aparecer estarían totalmente contempladas.

Una vez estandarizados los datos a ind /10 cm<sup>2</sup> de cada muestra, se obtuvo el promedio de densidad por estación y la frecuencia de aparición, donde el 100% correspondió a la presencia del género en las cuatro réplicas (M, R1, R2 y R3), el 75% solo en tres réplicas y así sucesivamente. A partir de ello, se efectuó la categorización de los géneros para definir su distribución espacial y representatividad e importancia local como dominantes (valores elevados de frecuencia y promedio), raros (baja frecuencia y densidad promedio), constantes (presentes en todas las estaciones) y exclusivos (pertenecientes a una sola estación). También, se analizó la riqueza genérica, el índice de diversidad de Shannon-Wiener (con base en  $\log_e$ ) y el índice de equidad de Pielou para cada una de las muestras con ayuda del programa PRIMER v5 (por sus siglas en inglés Plymouth Routine in Multivariate Ecological Research) en su función de DIVERSE.

Por otro lado, a las matrices de densidad se les aplicaron pruebas de ajuste a una distribución de probabilidad, que este caso fue de normalidad (Kolmogorov-Smirnov) y de

homocedasticidad (prueba de Levene), en la cual, un número de significancia inferior a 0.05 indicaría que la distribución de los datos es significativamente diferente a lo normal (Dytham, 2003). Al obtener esa menor significancia (<0.05) y no cumplir dichos supuestos, se requirió hacer una transformación (raíz cuadrada) para normalizarlos y homogeneizar sus varianzas. Sin embargo, aún después de practicada la transformación, los datos nuevamente no cumplieron con dichos supuestos, por lo que se decidió aplicar la prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis con un nivel de significancia del 95%, que permitió hacer una comparación y una visualización sobre la existencia o no, de diferencias significativas principalmente entre las réplicas de cada estación y después entre las estaciones. Lo anterior se efectuó en los paquetes estadísticos de EXCEL y SPSS 15.0.

Asimismo, se empleó el índice de similitud de Bray-Curtis (máxima similitud expresada con valor 100) dentro del paquete estadístico PRIMER v5 con el modo de transformación de raíz cuadrada y bajo el método de ordenación MDS (Multi Dimensional Scaling) para clasificar, agrupar e identificar afinidades faunísticas (Clarke y Warwick, 1994). Con estos resultados se pudo interpretar y comprender la variabilidad existente dentro de una misma estación y a lo largo del sistema anquihalino. Igualmente a través de estos análisis se pudo determinar y definir el patrón espacial de distribución de los organismos recolectados tal como lo refirieron Clarke (1993) y Underwood y Chapman (2005), además se trató de vincular las posibles variables ambientales que produjeron este patrón tal y como lo señalaron Clarke y Ainsworth (1993).

Por otro lado, se construyeron tres matrices de disimilitud (máxima similitud expresada con valor 0) para obtener distancias ecológicas con base en la presencia-ausencia de los géneros registrados en cada una de las réplicas de ambos sistemas anquihalinos, distancias geográficas entre réplicas con base en la distancia euclidiana que corresponden a los 30 y 42 cm, los cuales representan procesos a microescala, es decir de 0.01 a 1 m y distancias entre estaciones de entre 60 y 200 m, las cuales pertenecen a procesos a escala gruesa o local (Haury *et al.*, 1978) y por último, distancias ambientales, también con base en la distancia euclidiana, las cuales constituyen las variables fisicoquímicas o sedimentológicas entre las estaciones de cada sistema (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2011). Después, se estimó el nivel de significancia entre las matrices anteriores mediante la prueba de Mantel realizando 5,000 aleatorizaciones de la matriz original

de datos. Con esto se evaluó si la distancia espacial determinada por la presencia y/o ausencia de las especies en un momento dado está correlacionada con la distancia en el espacio geográfico o ambiental, es decir, en general se realizó este análisis para valorar en primera instancia la semejanza entre réplicas y estaciones (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2011) y posteriormente la posible existencia de un patrón de distribución (uniforme, en parches o al azar) en cada uno de sistemas anquihalinos (Bakus, 2007).

Desde luego, la aplicación de todas estas técnicas se hizo bajo la premisa de que se trata de un solo muestreo y que, por ende, los resultados obtenidos y aquí analizados son los primeros que se realizan y deberán ser ratificados (o no) con muestreos sucesivos en otras estaciones del año.

## **Descripción de pruebas estadísticas**

### **a) Índice de diversidad**

Se entiende por índice de diversidad, a aquella expresión que resulta de las formas de interacción entre elementos de un sistema (Margalef, 1989) misma que hace referencia a tres parámetros fundamentales: la abundancia en este caso de géneros, que indica el número total de organismos por género en un área determinada; la riqueza genérica, que denota el número total de géneros en una zona específica, y la equidad que representa la abundancia relativa de individuos entre los géneros observados (Krishnamurthy, 2003).

Para cuantificar la diversidad se han propuesto diferentes índices. El más utilizado y que quizá ofrece más ventajas según Margalef (1989), es el índice de Shannon-Wiener. La fórmula para este índice es

$$H' = - \sum_{n=1}^S (p_i * \log_e p_i) \quad \text{ó} \quad \sum_{n=1}^S P_i * \ln P_i$$

donde  $H'$  en este caso es la diversidad genérica,  $S$  es el número de géneros y  $p_i$  es la proporción de individuos en el total de la muestra que pertenece al género  $i$  (Smith *et al.*, 2001).

### b) Índice de equidad

Para determinar el índice de equidad de Pielou, primero se calculó  $H'_{max}$  definida como el valor que tendría  $H'$  si todos los géneros en la comunidad tuviesen el mismo número de individuos. La fórmula es:

$$H' = \log_e S \quad \text{ó} \quad H' = \ln S$$

donde  $\text{Log}_e$  es el logaritmo natural o neperiano y  $S$  es el número de géneros. Después se calculó el índice de equidad ( $J'$ ):

$$J' = H' / H'_{max}$$

### c) Prueba de Kruskal-Wallis

La prueba de Kruskal-Wallis es un método que constituye una alternativa no paramétrica al análisis de varianza paramétrica, debido a que es un procedimiento diseñado para ser sensible en pruebas de diferencias entre medianas en casos en los que la suposición de normalidad no se ajusta (Campbell, 1989; Dytham, 2003). Esta prueba se considera como una extensión del procedimiento de suma de intervalos de Wilcoxon, en donde la fórmula se expresa de la siguiente manera:

$$H = \frac{\frac{12}{N(N+1)} \sum \frac{\Sigma Rc^2}{ni} - 3(N+1)}{L}$$

donde la  $H$  es el valor estadístico de la prueba de Kruskal-Wallis,  $N$  es el tamaño total de la muestra,  $Rc^2$  es la sumatoria de los intervalos elevados al cuadrado,  $ni$  es el tamaño de la muestra de cada grupo y  $L$  es el ajuste dado por el acoplamiento de ligas o empates de los intervalos. Este último factor se calcula de la siguiente manera:

$$L = 1 - \frac{\sum (Li^3 - Li)}{N^3 - N}$$

donde  $Li$  es el valor de número de empates de un intervalo.

Generalmente, la hipótesis nula para la prueba de Kruskal-Wallis es que todas las muestras se tomaron de poblaciones con una misma mediana, es decir, que no existe diferencia entre los tratamientos ( $\mu_1 = \mu_2 = \dots = \mu_a$ ), mientras que la hipótesis alternativa es que existe diferencia entre al menos un par de tratamientos ( $\mu_i \neq \mu_j$ ) (Dytham, 2003).

#### d) Índice de similitud de Bray-Curtis

El Índice de similitud de Bray-Curtis es uno de los índices más ampliamente utilizados en la ecología cuantitativa actual, el cual se encarga de clasificar los datos para observar tendencias y conformar grupos. Su fórmula es:

$$\delta_{jk} = \frac{\sum_1^n |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum_1^n (X_{ij} + X_{ik})} \quad S_{jk} = 1 - \delta_{jk}$$

donde  $\delta_{jk}$  es la disimilitud de Bray-Curtis entre las muestras  $j$  y  $k$  sumadas entre  $X$  especies o en este caso géneros,  $X_{ij}$  y  $X_{ik}$  representan la abundancia del género  $i$  en las muestras  $j$  y  $k$  respectivamente y  $S_{jk}$  refiere al coeficiente de similitud de Bray-Curtis (Field *et al.*, 1982; Herrera-Moreno, 2000). La aplicación de las fórmulas anteriores da como resultado una matriz triangular donde se comparan todas las muestras y se obtienen valores que van de 0 a 100 o viceversa, en donde dependiendo del índice utilizado será la máxima similitud (Clarke y Warwick, 2001). Generalmente después de crear esta matriz es conveniente mostrar los resultados esquemáticamente con un dendrograma o una representación multidimensional (MDS).

#### e) Representación multidimensional (MDS)

La representación multidimensional es una técnica que permite explorar la estructura de las relaciones entre las muestras a través de una configuración u ordenación dimensional. Al realizarse esta representación, también se obtiene el nivel de estrés o nivel de confianza, el cual constituye la distorsión o deformación en la comprensión de los datos en ciertas dimensiones (Field *et al.*, 1982). De acuerdo con Clarke (1993), el nivel de estrés tiene valores desde 0 a 1, donde valores inferiores a 0.05 indican una representación excelente de la

muestras. Los valores de 0.06 a 0.1 señalan una buena representación de los datos donde no hay riesgo real de mala interpretación. Los valores de 0.1 a 0.2 indican una representación potencialmente buena; sin embargo después de este valor no es recomendable una ordenación y en todo caso la interpretación de los datos debe realizarse con mucho cuidado.

#### **f) Prueba de Mantel**

La prueba de Mantel está basada en el uso de modelos aleatorios o nulos para la estimación de la correlación lineal (como la correlación de Pearson) entre dos matrices de distancia. Generalmente se comparan matrices ecológicas, geográficas y ambientales (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2011). Cuando las unidades de cada una de estas matrices es diferente, usualmente se estandarizan los valores a un promedio de 0 y una varianza de 1 (Dutilleul, 2011).

La prueba de Mantel se calcula por medio de la siguiente fórmula (Sokal, 1979):

$$z = \sum_i \sum_j X_{ij} Y_{ij}$$

Donde Z es la prueba de Mantel,  $X_{ij}$  y  $Y_{ij}$  son los elementos de las matrices X y Y.

De acuerdo con Manly (1997), el número mínimo de aleatorizaciones es de 1,000.

Esta prueba parte de la hipótesis nula de que no existen relaciones entre las dos matrices. Su valor de significancia fue estimado mediante la comparación del valor calculado a partir de la matriz original con el valor del indicador derivado de una colección de azar (Manly, 2005; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2011).



## **Resultados y Discusión**

### **Contexto temporal**

El material biológico de ambos sistemas anquihalinos fue recolectado en un solo muestreo realizado en el mes de abril, por lo que los conocimientos obtenidos corresponden a la temporada de secas, la cual se caracteriza por elevadas temperaturas que oscilan entre 36 y 40°C y escasas precipitaciones (0–30 mm/mes) (Schmitter-Soto *et al.*, 2002) tomando en cuenta que existe poca o nula infiltración y/o escurrimientos de agua fluvial.

### **Clasificación de los sistemas anquihalinos**

De acuerdo con la clasificación de Navarro-Mendoza (1988), Casa Cenote del sistema Nohoch Nah Chich pertenece al grupo ubicado en la línea costera ya que se encuentra a escasos 70 m de esta. En contraste, el cenote Carwash del sistema Aktun-Ha, corresponde al grupo de sistemas más alejados por ubicarse a 8 km de la costa. Esta diferencia en el gradiente espacial, es decir, en las distancias sobre todo de la costa hacia el interior, genera de acuerdo con Turner *et al.* (2001), divergencias en los procesos locales y algunas variables fisicoquímicas.

### **Caracterización ambiental (parámetros fisicoquímicos)**

La descripción del comportamiento fisicoquímico general de los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash a partir de mediciones *in situ* de la columna de agua propias de este estudio (Tabla 5) tuvo como finalidad observar la variación existente entre las localidades de muestreo, para tratar de definir como parte suplementaria de este trabajo, los factores ambientales que podrían estar interviniendo en el desarrollo de las comunidades macro y meiobentónicas.

Respecto a la temperatura del agua superficial y de fondo, en ambos sistemas se observó que está directamente ligada a la climatología de la zona, tal como lo refirió Beddows (2004, 2007); advirtiéndose que los valores registrados son consistentes con lo reportado por Alcocer *et al.*, (1998).

En la medición del pH se obtuvieron valores ligeramente superiores al valor neutro de la escala total (Tabla 5), sin embargo, estos también se mantuvieron dentro de los intervalos señalados por Alcocer *et al.*, (1998).

Por otro lado, los estudios realizados por Alcocer *et al.* (1998), mostraron que los valores de oxígeno disuelto del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash son superiores a 2ml/L, es decir, que según la clasificación de Kaiho (1994, 1999) ambos sistemas se reconocen totalmente óxicos, lo cual contrastó con este estudio en donde los dos sistemas se evidenciaron con condiciones entre óxicas y subóxicas con diferencias a nivel espacial (progresión geográfica en metros de la costa hacia el interior) y estratigráfico, es decir, en el perfil vertical (superficie y fondo). Las variaciones de oxígeno disuelto obtenidas en este estudio pudieron ser resultado tanto de la estratificación hídrica o del poco hidrodinamismo, de la actividad biológica y la degradación de materia orgánica de cada zona y cada sistema, tal como se menciona en el trabajo de Herrera-Silveira (1994).

La salinidad y la conductividad presentaron variaciones a nivel espacial. De acuerdo con el primer parámetro, este mostró que las oscilaciones se encuentran muy relacionadas con la cercanía o lejanía de cada sistema con respecto a la costa, por lo que el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote que es el que está ubicado más cerca la línea costera, presentó valores de salinidad superiores en comparación a los del sistema Aktun-Ha, Carwash, que mostró valores inferiores por estar localizado a casi 8 km de la costa (Tabla 5).

**Tabla 5.** Características fisicoquímicas *in situ* de las muestras de los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y del sistema Aktun-Ha, cenote Carwash propias de este estudio.

Parámetros fisicoquímicos	Nohoch Nah Chich, Casa Cenote		Aktun-Ha, Carwash	
	<i>in situ</i> cenote	<i>in situ</i> cueva	<i>in situ</i> cenote	<i>in situ</i> cueva
Temperatura (°C)	superficie: 25.33 fondo: 24.19	25.03	superficie: 24.85 fondo: 24.56	26.3
Salinidad	superficie: 14.55 fondo: 28.46	12.11	superficie: 1.51 fondo: 1.50	0.01
Oxígeno disuelto (ml/l)	superficie: 1.83 fondo: 1.18	1.25	superficie: 1.93 fondo: 1.64	2.8
pH	superficie: 7.31 fondo: 7.05	7.07	superficie: 7.2 fondo: 7.2	7.04

## **Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote**

### **➤ Caracterización del sedimento**

El análisis visual con base en la Tabla de Munsell, de las muestras en húmedo del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote mostró colores casi homogéneos dentro de una gama grisácea blanquecina (Tabla 6) derivados de su riqueza en carbonato de calcio, lo cual es reflejo del origen calcáreo y de los procesos geológicos de la península de Yucatán (López-Ramos, 1975; Beddows *et al.*, 2007).

Dentro de las particularidades observadas en la estación 8 (M, R1, R2 y R3), se advirtió la presencia de partículas finas y colores un poco más oscuros, así como también la presencia de materia orgánica proveniente de la vegetación circundante como ramas y hojas del manglar, esto debido a su localización justo debajo de este. En cambio, en las estaciones 9 y 10 (M, R1, R2 y R3) se observó una mayor proporción de sedimentos más gruesos y de origen biogénico conformados por espículas de esponjas y valvas de ostrácodos posiblemente suministrados por la intrusión de agua marina a la cueva. Lo anterior señala una transición entre sedimentos terrígenos y finos provenientes de la plataforma continental y del manglar, y sedimentos gruesos biogénicos transportados por la intrusión de agua marina, mostrando en conjunto una variedad sedimentológica a lo largo de las estaciones muestreadas, tal como lo mencionó Beddows (2004).

Adicionalmente, con base en lo mencionado por Whelan y Farrington (1992), se supuso que la irregularidad en la distribución de los sedimentos finos en la estación 8 y gruesos en las estaciones 9 y 10, tuvo un efecto directo sobre la concentración de la materia orgánica, ya que dichos autores mencionan que la absorción y adhesión de la materia orgánica al sustrato está directamente relacionada con el tamaño de la partícula, lo que en este caso pareció indicar una desigualdad espacial en la concentración del contenido orgánico. De acuerdo con Giere (1993, 2009), la cantidad y la calidad de la materia orgánica son factores decisivos en la densidad y diversidad de los organismos, así como en la composición de la fauna local en cada caso.

**Tabla 6.** Características colorimétricas de las muestras del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

Estación	Tabla de Munsell	Color
E8 M	2.5Y/6/2	Gris castaño claro
E8 R1	2.5Y/6/2	Gris castaño claro
E8 R2	2.5Y/6/2	Gris castaño claro
E8 R3	2.5Y/4/2	Gris oscuro marrón
E9 M	2.5Y/8/2	Blanco grisáceo claro
E9 R1	2.5Y/8/2	Blanco
E9 R2	2.5Y/7/2	Gris claro
E9 R3	2.5Y/8/2	Blanco
E10 M	2.5Y/7/2	Gris claro
E10 R1	2.5Y/7/2	Gris claro
E10 R2	2.5Y/7/2	Gris claro
E10 R3	2.5Y/6/2	Gris castaño claro

➤ **Análisis faunístico**

La comunidad bentónica de este sistema estuvo representada por 6,664 organismos que, de manera general, se concentraron en seis grandes grupos categorizados en cuatro phyla (Tabla 7), los cuales se distribuyeron de forma desigual a lo largo de las diferentes zonas muestreadas.

**Tabla 7.** Clasificación taxonómica de los grupos encontrados en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote de acuerdo con Armstrong (2005) y Brusca y Brusca (2005).

Phylum	Subphylum	Clase	Subclase	Superorden	Orden	Nombre común
Sarcodina		Rhizopoda			Foraminiferida	Foraminífero
Nematoda						Nemátodo
Annelida		Polychaeta				Poliqueto
		Oligochaeta				Oligoqueto
Arthropoda	Crustacea	Maxillopoda	Copepoda			Copépodo
		Malacostraca	Eumalacostraca	Peracarida	Amphipoda	Anfípodo

Tomando en cuenta la contribución porcentual de sus abundancias absolutas, el grupo taxonómico dominante dentro del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote, fue el de los foraminíferos, el cual constituyó el 76.3% del total de organismos, seguido por el grupo de los nemátodos con el 16.3%. Los anfípodos, por su parte, representaron el 4.2%, los copépodos el

1.3%, los oligoquetos el 1.2% y en último lugar quedaron los poliquetos con el 0.7%. En conjunto, se recolectaron e identificaron un total de 90 géneros y 5 unidades taxonómicas operacionales mismas que están enlistadas posteriormente.

Es importante señalar que el nivel de género al que se llegó (con excepción de los oligoquetos) se realizó aplicando el concepto de suficiencia taxonómica, que consiste en determinar y utilizar el nivel taxonómico suficiente o más alto posible que equilibre la necesidad del conocimiento de la ecología de la comunidad o su respuesta ante las modificaciones del ambiente sin perder el vigor estadísticamente significativo (Ellis, 1985; Maurer, 2000). Chapman (1998) menciona que al utilizar niveles amplios de resolución taxonómica se obtienen patrones de distribución similares a cuando se utilizan niveles más finos de resolución y que además este concepto soluciona el problema de determinación taxonómica a nivel de especie, el cual es frecuentemente complicado en muchos grupos de invertebrados. En este sentido, el concepto de suficiencia taxonómica se ha aplicado con muy buenos resultados en una serie de trabajos como los de Warwick (1988a, 1988b), Ferraro y Cole (1990, 1992), Hernández-Arana (1995), Gomes-Gesteiro *et al.* (2003), Torres-Mendes (2007) y Domínguez-Castanedo *et al.* (2007) entre otros, aunque se ha presentado también excepciones.

### **Foraminíferos bentónicos**

Los foraminíferos se encontraron en todas las muestras en forma abundante y relativamente bien preservados. En este sentido, algunos autores (Snider *et al.*, 1984; Gooday, 1986; Gooday *et al.*, 1992, 2000 y Bernhard *et al.*, 2008) mencionan que al comparar directamente a los foraminíferos con los demás componentes bentónicos, estos suelen dominar la comunidad, por lo que su abundancia, densidad y en algunos casos la biomasa, llegan a ser muy superiores a los demás grupos de metazoarios de la meiofauna y la macrofauna, tal y como se observó en este trabajo. Lo anterior podría probablemente atribuirse a la talla pequeña que tienen y a la ventaja que tienen los foraminíferos en su ciclo reproductivo respecto a los metazoarios, ya que combinan una alternancia de generaciones sexual (gamogonia) y asexual (esquizogonia), en donde en la forma asexual se reproducen por segmentación y por tanto no requieren de la

interacción con otro organismo pudiendo multiplicarse así con una mayor velocidad (Murray, 1991; Haq y Boersma, 1998; Goldstein, 1999; Armstrong *et al.*, 2005).

Por otro lado, al analizar este grupo taxonómico se encontró que la mayor proporción correspondió a foraminíferos vivos pertenecientes a la biocenosis con más del 70% de total, en comparación con los organismos muertos o que formaron parte de la tanatocenosis, presentando éstos menos de un 30% del total.

Como parte de la biocenosis, se obtuvo un total de 39 géneros pertenecientes a 21 familias cuya clasificación y posterior arreglo taxonómico hasta Orden se realizó de acuerdo con la clasificación de Armstrong *et al.* (2005) y a partir de Suborden y Familia, se asumió la propuesta de Loeblich y Tappan (1964a, b) (Tabla 8).

**Tabla 8.** Listado taxonómico de los foraminíferos bentónicos del Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote en este estudio de acuerdo con Loeblich y Tappan (1964) y Armstrong *et al.* (2005).

Reino Protista Goldfuss, 1821

Phylum Sarcodina Schimarda, 1817

Clase Rhizopoda Lankester, 1821

Orden Foraminiferida Eichwald, 1830

Suborden Textulariina Delage y Herouard, 1896

Superfamilia Lituolacea de Blainville 1825

Familia Textulariidae Ehrenberg 1838

Subfamilia Textulariinae Ehrenberg 1838

*Textularia* sp.

Familia Ataxophragmiidae Schwager 1877

Subfamilia Valvulininae Berthelin 1880

*Clavulina* sp.

Suborden Miliolina Delage & Herouard, 1896

Superfamilia Miliolacea Ehrenberg, 1839

Familia Nubeculariidae Jones 1875

Subfamilia Ophthalmidiinae Wiesner 1920

*Wiesnerella* sp.

Subfamilia Spiroloculininae Wiesner, 1920

*Spiroloculina* sp.

Subfamilia Nodobaculariinae Cushman 1927

*Vertebralina* sp.

Familia Miliolidae Ehrenberg, 1839

Subfamilia Quinqueloculininae Cushman 1917

*Quinqueloculina* sp.

*Massilina* sp.

*Pyrgo* sp.

*Miliolina* sp.

Subfamilia Miliionellinae Vella, 1957

*Miliolinella* sp.

Subfamilia Miliolinae Ehrenberg 1839

*Pseudohauerina* sp.

Subfamilia Tubinellinae Rhumbler, 1906  
     *Articulina* sp.  
 Familia Soritidae Ehrenberg, 1839  
     Subfamilia Peneroplinae Schultze, 1854  
         *Peneroplis* sp.  
         *Spirolina* sp.  
         *Coscinospira* sp.  
     Subfamilia Archaiasinae Cushman 1927  
         *Archaias* sp.  
         *Cyclorbiculina* sp.  
     Subfamilia Meandropsininae Henson 1948  
         *Parasorites* sp.  
     Subfamilia Soritinae Ehrenbegr 1839  
         *Amphisorus* sp.  
 Suborden Rotaliina Delage & Herouard, 1896  
     Superfamilia Nodisariacea Ehrenberg 1838  
         Familia Nodosariidae Ehrenberg 1838  
             Subfamilia Nodosariinae Ehrenberg 1838  
                 *Procerolagena* sp.  
     Superfamilia Buliminacea Jones 1875  
         Familia Turritinidae Cushman 1927  
             Subfamilia Turritininae Cushman 1927  
                 *Buliminella* sp.  
         Familia Bolivinitidae Cushman 1927  
             *Bolivina* sp.  
             *Brizalina* sp.  
         Familia Buliminidae Jones 1875  
             Subfamilia Bulimininae Jones 1875  
                 *Bulimina* sp.  
             Subfamilia Pavoniniana Eimer & Fickert 1899  
                 *Pavonina* sp.  
                 *Reussella* sp.  
         Familia Uvigerinidae Haeckerl 1894  
             *Uvigerina* sp.  
     Superfamilia Discorbacea Ehrenberg 1838  
         Familia Discorbidae Ehrenberg 1838  
             Subfamilia Baggininae Cushman, 1927  
                 *Cancris* sp.  
         Familia Asterigerinidae D'Ordingy 1839  
             *Asterigerina* sp.  
     Superfamilia Spirillinacea Reuss 1862  
         Familia Spirillinidae Reuss 1862  
             Subfamilia Spirillininae Reus 1862  
                 *Spirillina* sp.  
     Superfamilia Rotaliacea Ehrenberg, 1839  
         Familia Rotaliidae Ehrenberg, 1839  
             Subfamilia Rotaliinae Ehrenberg, 1839  
                 *Ammonia* sp.  
         Familia Elphidiidae Galloway 1933  
             Subfamilia Elphidiinae Galloway 1933  
                 *Elphidium* sp.  
     Superfamilia Orbitoidacea Schwager, 1876  
         Familia Eponididae Hofker 1951

*Eponides* sp.  
*Neoponides* sp.  
 Familia Amphisteginidae Cushman 1927  
*Amphisteguina* sp.  
 Familia Planorbilinidae Schwager 1877  
*Planorbulina* sp.  
 Familia Cymbaloporidae Cushman 1927  
*Cymbaloporetta* sp.  
 Superfamilia Cassidulinacea d'Orbigny 1839  
 Familia Nonionidae Schultze 1854  
 Subfamilia Chilostomellinae Brady 1881  
*Nonionella* sp.  
 Familia Anomalinidae Cushman 1927  
 Subfamilia Anomaliniinae Cushman 1927  
*Cibicidooides* sp.

En el sistema Nohoch Nah Chich, la totalidad de los géneros identificados constituyeron nuevos registros; sin embargo, cabe señalar que la mayoría de ellos han sido previamente identificados en áreas cercanas a la región de estudio como el Mar Caribe, el Golfo de México y en algunos casos en todo el Atlántico por Phleger (1970), Poag (1981), Culver y Buzas (1982), Javaux y Scott (2003), Buchan (2006), Gischler y Moder (2009) y Sen Gupta *et al.* (2009) (Anexo 2, Tabla 21). Por tanto, la importancia de estos nuevos registros radica principalmente en la extensión de la distribución geográfica de estos géneros dentro los sistemas anquihalinos.

En este estudio, *Ammonia* fue el género mejor representado (28.98%), seguido de *Quinqueloculina* (23.16%), *Asterigerina* (7.61%) y *Cymbaloporetta* (6.67%). Los 35 géneros restantes representaron porcentajes inferiores a 5% y en conjunto sumaron el 33.58% del total.

Los géneros dominantes y más frecuentes registrados en todo el sistema, es decir, presentes en las tres estaciones, fueron *Ammonia* y *Quinqueloculina*. Adicional a estos dos géneros y destacando también por su dominancia, en la estación 8 correspondiente a caverna, se identificó el género *Cibicidooides*. En la estación 9 correspondiente a cueva, le siguieron además los géneros *Archaias*, *Asterigerina*, *Cymbaloporetta*, *Miliollinella*, *Neoponides* y *Peneroplis*. En la estación 10, también ubicada dentro de la cueva, se incorporó el género *Miliollinella* (Anexo 2, Tabla 19).

Por otro lado, se registraron géneros exclusivos de una sola estación o de una réplica. En el caso de la caverna, es decir, la estación 8, fueron *Procerolagena* (E8M y R2) y *Spirolina* (E8M). En la cueva, específicamente en la estación 9, se trató de *Elphidium* (E9M a R3), *Parasorites*



(E9M a R3), *Eponides* (E9M), *Vertebralina* (E9M) y *Reusella* (E9R3); y para la estación 10, fueron *Massilina* (E10M), *Pavonina* (E10R1) y *Uvigerina* (E10M) (Anexo 2, Tabla 19).

El valor más alto de densidad por género lo presentó *Quinqueloculina* en la réplica E9R2 con 337,669 ind/10 cm<sup>2</sup> y el valor más bajo de 1 ind/10 cm<sup>2</sup> se observó en el género *Archaias* (Anexo 2, Tabla 19). En cuanto a la densidad por réplica, los valores fluctuaron desde 397 a 1,263,852 ind/10 cm<sup>2</sup> (Anexo 1, Tabla 18). Este último valor contrastó notablemente por su superioridad contra el valor máximo de toda la meiofauna señalado por Falcón-Álvarez (1998) tanto en el suroeste del Golfo de México con 5,076 ind/10 cm<sup>2</sup> como en la península de Yucatán con 1,151 ind/10 cm<sup>2</sup>. Asimismo, se observó que los valores de la densidad de los foraminíferos sobrepasaron los valores promedio de meiofauna señalados por Coull y Bell (1979) los cuales van de entre 1,000 a 2,000 ind/ 10 cm<sup>2</sup>.

Respecto al comportamiento de la densidad por estación, se observó que en la parte de caverna (E8), se exhibieron dos comportamientos diferentes: por un lado, las réplicas E8M y E8R1 con 52,375 y 55,940 ind/10 cm<sup>2</sup> respectivamente y por otro, las réplicas E8R2 y E8R3 en que se obtuvieron 178,883 y 139,777 ind/10 cm<sup>2</sup>. En el caso de la cueva, en las estaciones 9 y 10, no se observó un patrón definido dada la disparidad entre las densidades de cada réplica.

En cuanto a la riqueza genérica total contemplando las tres estaciones con sus respectivas réplicas, se observó un intervalo de 12 a 28 géneros con un promedio total de 20. Particularmente, en la zona de caverna, en la estación 8, se presentaron entre 14 y 24 géneros con un promedio de 17; para la cueva, en la estación 9, la cifra fue ligeramente superior, ya que la riqueza fluctuó entre 20 y 28 géneros con un promedio de 25; y en la estación 10 este parámetro osciló entre 12 y 25 con un promedio de 19 géneros (Anexo 1, Tabla 18).

## Nemátodos

En cuanto a los nemátodos, se identificaron seis órdenes, 11 familias y 20 géneros (Tabla 9), incorporándose todos ellos como nuevos registros para sistemas anquihalinos.

Tabla 9. Listado taxonómico de los nemátodos del Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote de acuerdo con Chitwood y Chitwood (1977), Platonova y Galtsova (1985) y Eyualet-Abebe *et al.* (2006).

Phylum Nematoda Potts, 1932  
Clase Enoplea Inglis, 1983

- Orden Enoplida Filipjev, 1929
  - Suborden Enoplina Chitwood y Chitwood, 1937
    - Superfamilia Enoploidea Dujardin 1845
      - Familia Anoplostomatidae Gerlach y Riemann, 1974
        - Subfamilia Anoplostomatinae Gerlach y Riemann, 1974
          - Anoplostoma* sp.
      - Familia Anticomidae Filipjev, 1918
        - Subfamilia Anticominae Filipjev, 1918
          - Anticoma* sp.
    - Suborden Oncholaimina De Coninck, 1965
      - Superfamilia Oncholaimoides Filipjev, 1916
        - Familia Oncholaimidae Filipjev, 1916
          - Subfamilia Adoncholaiminae Gerlach y Riemann, 1974
            - Meyersia* sp.
          - Subfamilia Ocholaimellinae De Coninck, 1965
            - Viscosia* sp.
  - Clase Chromadorea
    - Orden Araeolaimida De Coninck y Schuurmans Stekhoven, 1933
      - Superfamilia Axonolaimoidea Filipjev, 1918
        - Familia Axonolaimidae Filipjev, 1918
          - Subfamilia Axonolaiminae
            - Odontophora* sp.
        - Familia Comesomatidae Filipjev, 1918
          - Subfamilia Sabatieriinae Filipjev, 1934
            - Sabatieria* sp.
      - Orden Chromadorida Chitwood, 1933
        - Suborden Chromadorina Filipjev, 1929
          - Superfamilia Chromadoroidea Filipjev, 1917
            - Familia Chromadoridae Filipjev, 1917
              - Subfamilia Chromadorinae Filipjev, 1917
                - Chromadora* sp.
            - Familia Cyatholaimidae Filipjev, 1918
              - Subfamilia Cyatholaiminae Filipjev, 1918
                - Longicyatholaimus* sp.
              - Subfamilia Pomponematinae Gerlach y Riemann, 1973 <sup>a</sup>
                - Pomponema* sp.
        - Orden Desmodorida De Coninck, 1965
          - Suborden Desmodorina De Coninck, 1965
            - Superfamilia Desmodoroidea Filipjev, 1922
              - Familia Desmodoridae Filipjev, 1922
                - Subfamilia Desmodorinae Filipjev, 1922
                  - Desmodora* sp.
                  - Paradesmodora* sp.
                - Subfamilia Spiriniinae Gerlach y Murphy, 1965
                  - Metachromadora* sp.
                  - Sigmophoranema* sp.
          - Orden Monhysterida Filipjev, 1929
            - Suborden Monhysteroidea De Coninck y Schuurmans Stekhoven, 1933
              - Superfamilia Sphaerolaimoidea Filipjev, 1918
                - Familia Xyalidae Chitwood, 1951
                  - Daptonema* sp.
                  - Gnomoxyala* sp.
            - Suborden Linhomoenia Andrassy, 1974

Superfamilia Siphonolaimoides Filipjev, 1918  
 Familia Linhomoeidae Filipjev, 1922  
 Subfamilia Linhomoeinae  
*Linhomoeus* Bastian, 1865 <sup>a</sup>  
*Metalinhomoeus* De Mann, 1907 <sup>a</sup>  
*Paralinhomoeus* sp.  
*Terschellingia* sp.

Orden Plectida Malakhov, 1982  
 Suborden Plectina  
 Superfamilia Camacolaimoides  
 Familia Camacolaimidae  
*Camacolaimus* sp.

Superfamilia Haliplectoidea Chitwood, 1951  
 Familia Haliplectidae Chitwood, 1951  
*Aulolaimus* sp.  
*Haliplectus* sp.

De los anteriores, *Terschellingia*, un nemátodo totalmente marino fue el de mayor presencia (17.88%), sucedido por *Metalinhomoeus* (17.66%), *Paralinhomoeus* (10.90%), *Linhomoeus* (10.42%), *Viscosia* (7.98%) y *Longicyatholaimus* (6.92%) y por último, 15 géneros con porcentajes entre 5.04 y 0.23.

Los géneros dominantes y frecuentes fueron *Terschellingia* en la caverna correspondiente a la estación 8 y *Metalinhomoeus* en la cueva en las estaciones 9 y 10. Asimismo, para la estación 9 se sumaron los géneros *Paralinhomoeus*, *Terschellingia* y *Linhomoeus*. En cuestiones de exclusividad, es decir, géneros característicos de una sola estación y/o réplica, éstos se presentaron únicamente en la estación 9 y correspondieron a *Chromadora* (E9M a R2) y *Pompomena* (E9M) ([Anexo 2, Tabla 22](#)).

Respecto a la densidad por especie, los valores más altos pertenecieron a *Metalinhomoeus* con 41 ind/10 cm<sup>2</sup> en la réplica E9M, y los más bajos de 1 ind/10 cm<sup>2</sup> correspondieron a *Aulolaimus*, *Anoplostoma* y *Meyersia* en la réplica E9M, *Longicyatholaimus* en la réplica E8M y *Sigmophoranema* en las réplicas E8M y E10M ([Anexo 2, Tabla 22](#)).

La densidad por muestra (suma de las réplicas) varió entre 5 y 207 ind/10 cm<sup>2</sup> siendo estos valores inferiores a los presentados por [Falcón-Álvarez \(1998\)](#) en el Golfo de México y la península de Yucatán dentro del grupo de los nemátodos. En las estaciones 8 perteneciente a caverna y 9 ubicada en cueva, se advirtió una tendencia muy particular en la que se asociaron únicamente tres de las cuatro réplicas de cada estación. Por ejemplo, las réplicas E8M, E8R1 y E8R3 presentaron densidades próximas entre sí, con valores de 42, 69 y 66 ind/10 cm<sup>2</sup> y la

réplica E8R2 contrastó con 5 ind/10 cm<sup>2</sup>. Por otro lado, las réplicas E9M, E9R1 y E9R2 mostraron valores también muy cercanos de 190, 198 y 207 ind/10 cm<sup>2</sup> y la réplica E9R3 discrepó al tener 57 ind/10 cm<sup>2</sup>. En el caso de la estación 10, se presentaron dos grupos, el de las réplicas E10M y E10R2 en las que se obtuvieron 154 y 131 ind/10 cm<sup>2</sup>, y el de la réplica E10R1 y E10R3, en las que se obtuvieron 14 y 23 ind/10 cm<sup>2</sup>.

Los valores de riqueza genérica total, tomando en cuenta cada una de las réplicas de las tres estaciones, oscilaron entre cuatro y 16 con un promedio general de nueve géneros. Concretamente, en la caverna, estación 8, este parámetro fluctuó entre uno y nueve con un promedio de siete géneros. En la cueva, específicamente en la estación 9, la riqueza genérica se situó entre siete y 16 géneros con un promedio de 12, y por último en la estación 10, se presentaron valores entre cuatro y 15 géneros con un promedio de 9 (Anexo 1, Tabla 18).

## Anfípodos

En el grupo de los anfípodos únicamente se identificaron dos familias y dos géneros: *Cerapus* que representó el 81.09% del total y *Grandidierella* el 18.11% restante. Cabe mencionar que aunque ambos géneros han sido registrados por Winfield y Escobar (2007) en el canal de Cozumel en el sector norte del Mar Caribe y por Winfield *et al.* (2007) en las Lagunas de Alvarado, Buen País y Camaronera, Veracruz, estos constituyen nuevos registros para el sistema anquihalino Nohoch Nah Chich (Tabla 10).

**Tabla 10.** Listado taxonómico de los anfípodos bentónicos del Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote en este estudio de acuerdo con Myers (1970), Heard (1982) y LeCroy (2002).

Phylum Arthropoda Siebold 1845  
  Subphylum Crustacea Pennant 1777  
    Clase Malacostraca Latreille 1806  
      Subclase Eumalacostraca Grobben 1892  
        Superorden Peracarida Calman, 1904  
          Orden Amphipoda Latreille, 1816  
            Suborden Gammaridea Latreille, 1803  
              Superfamilia Corophioidea Barnard y Barnard, 1983  
                Familia Aoridae Stebbing, 1899-Walker, 1908  
                  *Grandidierella* sp.  
                Familia Ischyroceridae Stebbing, 1899  
                  *Cerapus* sp.

Las densidades por género mostraron a *Cerapus* con los valores más elevados en la réplica E10M con 169 ind/10 cm<sup>2</sup> y los valores más bajos se obtuvieron con el género *Grandidierella* con 1 ind/10 cm<sup>2</sup> en la réplica E10M. En tanto, la densidad por muestra indicó que la E10M y E10R1 tuvieron valores muy cercanos al presentar 170 y 122 ind/10 cm<sup>2</sup> contrastando con los 35 ind/10 cm<sup>2</sup> de la réplica E10R2 y los 19 ind/10 cm<sup>2</sup> de la réplica E10R3 (Anexo 2, Tabla 25).

En cuanto a la distribución se observó que ambos géneros estuvieron restringidos a una zona del sistema en específico, ya que fueron exclusivos de la parte de cueva cercana al mar correspondiente a la estación 10 (Anexo 2, Tabla 25). Esta distribución pareció indicar que quizás al ser ambos géneros de hábitos marinos, se esté generando una colonización progresiva en la que estos invertebrados comienzan a utilizar la cueva, posiblemente como refugio ante la depredación como lo mencionó Myers (1970).

## Copépodos

En este sistema, la totalidad de los copépodos pertenecieron al orden Harpacticoida, identificándose nueve familias y 17 géneros (Tabla 11).

Tabla 11. Listado taxonómico de los copépodos del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote de acuerdo con Huys *et al.* (1996) y Wells (2007).

Phylum Arthropoda Siebold 1845  
 Subphylum Crustacea Pennant 1777  
 Clase Maxillopoda Dahl 1956  
 Subclase Copepoda Milne-Edwards, 1840  
 Superorden Gymnoplea Giesbert, 1882  
 Orden Harpacticoida Sars, 1903  
 Suborden Polyarthra Lang, 1944  
 Familia Canuellidae Lang, 1944  
*Scottolana* sp.  
 Suborden Podogenonta Lang, 1944  
 Familia Género Darcythompsoniidae Lang, 1936  
*Kristensenia* sp.  
 Superfamilia Thalestroidea Sars, 1905  
 Familia Miraciidae Dana, 1846 (Diosaccidae Sars, 1906)  
 Subfamilia Diosaccinae Sars, 1906  
*Amphiascoides* sp.  
*Bulbamphiascus* sp.  
*Paramphiascella* sp.  
*Robertsonia* sp.  
*Schizopera* sp.

*Typhlamphiascus* sp.  
 Superfamilia Ameiroidea Boeck, 1865  
 Familia Ameiridae Boeck, 1865  
 Subfamilia Ameirinae Boeck, 1865  
*Nitokra* sp.  
 Familia Tetragonicipitidae Lang, 1944  
*Laophontella* sp.  
*Phyllopodopsyllus* sp.  
 Superfamilia Cletodoidea T. Scott, 1905  
 Familia Cletodidae T. Scott, 1905  
*Cletodes* sp.  
*Enhydrosoma* sp.  
 Superfamilia Ectinosomatoidea Sars, 1903  
 Familia Ectinosomatidae Sars, 1903  
*Ectinosoma* sp.  
 Superfamilia Laophonoidea T. Scott, 1905  
 Familia Laophontidae T. Scott, 1905  
 Subfamilia Laophontinae T. Scott, 1905  
*Afrolaophonte* sp.  
*Quinquelaophonte* sp.  
 Superfamilia Tisboidea Stebbing, 1910  
 Familia Tisbidae Stebbing, 1910  
 Subfamilia Tisbinae Stebbing, 1910  
*Tisbintra* sp.

Cabe mencionar que aunque algunos de los géneros han sido registrados para la plataforma carbonatada de las Bermudas por Coull (1970) y en algunas regiones del Mar Caribe, el 100% de los géneros de copépodos identificados correspondieron a nuevos registros para el sistema anquihalino Nohoch Nah Chich, y quizás el 54.68% pudieran ser nuevos registros para el Golfo de México y el Caribe, esto si comparamos con el último listado faunístico realizado por Suárez-Morales *et al.* (1996, 1998). Además, es muy posible que hasta un 30% de ellos pueda pertenecer a especies nuevas para la ciencia; sin embargo, aún se requiere hacer verificaciones, que rebasan el objetivo de este estudio, para poder asegurarlo. Precisamente este tipo de resultados indican la importancia de explorar y analizar más a fondo a los sistemas anquihalinos, para conocer su biota.

De los géneros enlistados en la Tabla 11, *Quinquelaophonte* obtuvo el 25.55%, *Schizopera* el 12.41%, *Enhydrosoma* 7.59%, *Scottolana* 7.41%, *Paramphiascella* 6.73%, y 12 géneros más obtuvieron porcentajes entre 5.0 y 1.64.

Los géneros dominantes y frecuentes por estación fueron: en caverna, en la estación 8, *Cletodes*, en la parte de cueva, en la estación 9 *Paramphiascella* y en la estación 10

*Quinquelaphonte*, *Schizopera* y *Scottolana*. Por otro lado, se observó que, de los 17 géneros identificados, 13 son propios o exclusivos de la estación 10, y tres (*Cletodes*, *Ectinosoma* y *Typhlamphiascus*) de la estación 8. *Paramphiascella* fue el único género presente en las tres estaciones (8, 9 y 10) (Anexo 2, Tabla 26).

Respecto a la densidad por género se observó que *Quinquelaophonte* obtuvo el valor más alto que fue de 21 ind/10 cm<sup>2</sup> en la réplica E10M; por otro lado, *Kristensenia* y *Scotolana* presentaron la menor densidad en la réplica E10M con 1 ind/10 cm<sup>2</sup> (Anexo 2, Tabla 26).

En cuanto a la densidad por réplica, se observaron dos tendencias: la primera correspondiente a las réplicas de la estación 8 (E8M, E8R1, E8R2 y E8R3), más las réplicas de la estación 9 (E9M, E9R1, E9R2 y E9R3) y la réplica E10R3 que mostraron densidades inferiores a 7 ind/10 cm<sup>2</sup>; y por otro lado, las réplicas restantes (E10M, E10R1 y E10R2) en que se obtuvieron entre 27 y 34 ind/10 cm<sup>2</sup>. En la densidad por estación (suma de las réplicas), los valores fluctuaron entre 4 y 92 ind/10 cm<sup>2</sup>, cifras que están muy por debajo de las densidades más altas de copépodos registradas para sedimentos intersticiales que son usualmente de entre 100 y 1,000 ind/10 cm<sup>2</sup> de acuerdo con Boxshall y Halsey (2004). Sin embargo, los valores de densidad de los copépodos en este sistema anquihalino se encontraron dentro del intervalo de densidades registrado por Morales-Serna (2006) del sistema lagunar Estero-Urías en un ciclo anual, en el que la densidad fluctuó entre 1 y 170 ind/10 cm<sup>2</sup>.

La riqueza genérica más baja de copépodos, que fue de un género, se presentó tanto en caverna en la réplica E8M como en la cueva parte intermedia en las réplicas E9M y E9R3 con un promedio general de estación de tres géneros, mientras que la mayor riqueza se obtuvo en la parte de cueva más cercana al mar exactamente en la réplica E10R1 con ocho géneros. Morales-Serna (2006) en su estudio del sistema lagunar Estero-Urías, atribuyó la baja riqueza y diversidad a que el contenido de materia orgánica depositado era de mala calidad o que posiblemente existió un contaminante que impidió el desarrollo de los copépodos bentónicos, situación que pudo haber ocurrido también en este caso. Se contempló esta posibilidad en vista de que el sitio de estudio, de acuerdo con Alcocer *et al.*, 1998, es utilizado para desarrollar actividades recreacionales como la natación y el buceo.

## **Oligoquetos**

Para el estudio de los oligoquetos, se asignó una unidad taxonómica operacional (U.T.O), la cual consistió en identificar y diferenciar a los organismos sin necesidad de asignarles un orden, familia o género. Se decidió esta medida resultado de que muchos de los organismos ó se encontraban en etapa juvenil, lo que implicaba que algunas estructuras aún no estaban desarrolladas, ó se trataba de organismos posiblemente adultos pero en mal estado de conservación con daños tan severos que perdieron las estructuras necesarias para su identificación taxonómica.

Para este grupo se registraron cinco U.T.O's que se denominaron: A, B, C, D, y E clasificadas por abundancia decreciente. Así, la U.T.O. A obtuvo el 87.65% del total, la B el 6.13%, la C el 4.45% y las U.T.O.'s D y E el 0.89% cada uno.

La A fue la única U.T.O. presente en las dos zonas: en caverna, correspondiente a la estación 8 y en cueva, en las estaciones 9 y 10. Asimismo, la A fue la U.T.O. dominante, con mayor frecuencia (75%) y una densidad máxima de 34 ind/10 cm<sup>2</sup>. Las demás U.T.O's (B, C, D y E) se presentaron solo en la parte de la cueva más cercana al mar, es decir, en la estación 10 con un 50 o 25% de aparición y densidades entre 5 y 1 ind/10 cm<sup>2</sup> (**Anexo 2, Tabla 28**).

Al analizar la densidad por muestra, se observaron tres vertientes: por un lado las réplicas E8R1, E8R2 y E8R3 que presentaron valores de entre 9 y 12 ind/10 cm<sup>2</sup> más la réplica E10R2 con 5 ind/10 cm<sup>2</sup> y la E10R3 con 16 ind/10 cm<sup>2</sup>; por otro lado, las réplicas E9M y E9R2 mostraron valores de 2 y 5 ind/10 cm<sup>2</sup>, y por último la réplica E10M que obtuvo 45 ind/10 cm<sup>2</sup>.

## **Poliquetos**

En cuanto a los poliquetos, se identificaron siete géneros correspondientes a seis familias; sin embargo y debido de igual manera a la pérdida o carencia de algunas estructuras de especial valor taxonómico, ciertos organismos solo pudieron ser identificados hasta el nivel de familia (**Tabla 12**).



**Tabla 12.** Listado taxonómico de los poliquetos del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote de acuerdo con Rouse y Fauchald (1997).

Phylum Annelida

Clase Polychaeta Grube 1850

Palpata

Canalipalpata

Orden Sabellida Dales 1962

Familia Sabellidae Latreille, 1825

Sabellidae sp.

Orden Terebellida Levinsen 1883

Familia Ampharetidae Malmgrem 1867

Ampharetidae sp.

*Ampharete* sp.

Orden Spionida Fauchald 1977

Superfamilia Spionoidea Grube 1850

Familia Spionidae Grube, 1850

*Boccardiella* sp.

*Dipolydora* sp.

Aciculata

Orden Phyllodocida Dales 1962

Suborden Phyllodociformia Levinsen 1882

Familia Nereidae Lamarck, 1818

Nereidae sp.

Familia Syllidae Grube, 1850

Syllidae sp.

Subfamilia Exogoninae Langerhans, 1879

*Brania* sp.

*Erinaceusyllis* sp.

*Salvatoria* sp.

Scolecida

Orden Capitellida Fauchald 1977

Familia Capitellidae Grube, 1862

Capitellidae sp.

*Capitella* sp.

De los géneros de poliquetos identificados, la mayoría han sido registrados para la zona del Golfo de México, específicamente en la Laguna de Términos, Campeche por Cruz-Abrego *et al.* (1994) y en el Gran Caribe por Salazar-Vallejo (1996), pero únicamente tres géneros (*Capitella*, *Erinaceusyllis* y *Salvatoria*) ya habían sido registrados previamente en sistemas anquihalinos de Cozumel, Quintana Roo por Frontana-Uribe & Solis-Weiss (2011), por lo que a partir de este estudio se aportaron cuatro nuevos registros para los sistemas anquihalinos específicamente en el sistema Nohoch Nah Chich.

Del listado anterior (Tabla 12), el género *Capitella* obtuvo el 62.91% del total y los demás fluctuaron entre el 7.12% y el 1.49%, sumando así el 37.09% restante. El género más frecuente y dominante en la cueva, incluidas las estaciones 9 y 10, fue precisamente *Capitella*; en cambio en

la caverna en la estación 8, el género más abundante y con 25% de frecuencia de aparición fue *Salvatoria*. Estos dos géneros más *Eurinaceusyllis*, se presentaron en por lo menos dos de las tres estaciones, en tanto que los demás se consideraron exclusivos de alguna de las tres estaciones (Anexo 2, Tabla 29).

Respecto a la densidad por género, *Capitella* obtuvo la mayor densidad de 9 ind/10 cm<sup>2</sup> en la réplica E10R2 (Anexo 2, Tabla 29). En cuanto a la densidad por réplica los valores de las réplicas E8R1, E8R2, E9R1, E9R2, E9R3, E10R1 y E10R3 variaron entre 2 y 7 ind/10 cm<sup>2</sup>, y en las réplicas E9M y E10R2 se obtuvieron entre 10 y 16 ind/10 cm<sup>2</sup> respectivamente. En este grupo, se observó claramente que la densidad disminuyó al aumentar la distancia con la costa. Así, en la estación 10 se registró la mayor densidad promedio con 8 ind/10cm<sup>2</sup>; mientras que en la estación 9 fue de 6 ind/10 cm<sup>2</sup> y en la 8 se presentó la menor densidad promedio con únicamente 2 ind/10 cm<sup>2</sup> (Anexo 1, Tabla 18).

La riqueza genérica fluctuó entre un género en las réplicas E8R2, E9R2, E9R3 y E10R1 hasta cinco en la réplica E10R2 con un promedio general de dos géneros (Anexo 1, Tabla 18).

#### ➤ **Riqueza, diversidad y equidad**

La riqueza genérica total, tomando en cuenta las réplicas de cada estación presentó un promedio de 36 géneros con variaciones en un intervalo total de entre 25 y 57. En la estación 8 perteneciente a caverna se presentaron valores de 25 a 31 géneros con un promedio de 27 y valores entre 29 y 57 géneros con un promedio de 40 y 41 en las estaciones 9 y 10 correspondiendo a la parte de cueva. Las variaciones espaciales de la riqueza revelaron a simple vista una correlación directa con dos factores abióticos: la primera correspondió al tamaño de sedimento, en donde las estaciones 9 y 10 caracterizadas por un sedimento más grueso presentaron los valores más altos de la riqueza, y la estación 8 identificada por contener sedimentos finos obtuvo la menor riqueza. En este sentido Higgins y Thiel (1988), mencionan que dentro de los factores que afectan la riqueza específica está el tipo de sedimento y por lo tanto la cantidad de materia orgánica acumulada. La segunda correspondencia y tal vez la más importante se relacionó con la cercanía o lejanía respecto a la costa, es decir a mayor cercanía de la costa mayor riqueza y viceversa.

En cuanto a la diversidad, el valor estimado promedio en la comunidad fue de 1.91, mientras que el intervalo completo de variación de este índice fue de 0.79 a 2.70. Los valores más altos de entre 2.11 a 2.70 y promedios de 2.22 y 2.39 se asociaron con las estaciones 9 y 10, a la cueva dentro del pasaje cercano al mar. En comparación, los valores más bajos de entre 0.79 y 1.54 y un promedio de 1.09 se presentaron en la estación 8 ubicada en la parte de caverna. Esto parece indicar que también la diversidad está en función del gradiente espacial, es decir, de la distancia de cada estación respecto a la costa.

Al comparar el intervalo de los valores de  $H'$  con otras comunidades faunísticas, se observa que en este estudio todos los valores son relativamente bajos, ya que de acuerdo con Margalef (1972) y Magurran (2004) el valor de  $H'$  generalmente fluctúa entre 2 y 3.5, y ocasionalmente rebasa los 4.5, aunque puede llegar a un valor máximo de 5.3. Esta última medida de acuerdo con los autores, indica un sesgo sobre la estimación del número de especies o la heterogeneidad faunística entre las localidades de muestreo. Por otro lado, también ambos autores mencionan que los valores de  $H'$  superiores a 3 indican un ambiente marino normal, mientras que valores por debajo de este número son probablemente reflejo de un ambiente de alta inestabilidad o de un ambiente hostil. Así, partiendo del registro en este estudio de valores inferiores a 3 se desprende que posiblemente el área muestreada presentaba condiciones de inestabilidad ecológica.

Un patrón espacial similar a los anteriores, se observó en el caso de la equidad, la cual fluctuó entre 0.23 y 0.70, registrándose valores más bajos, es decir, entre 0.23 y 0.46 en la estación 8 perteneciente a caverna y valores más altos de entre 0.52 y 0.70 en la cueva correspondiente a las estaciones 9 y 10 respectivamente (Fig. 10). En este caso, Magurran (1988) mencionó que la equidad máxima alcanzable que es de 1, significa que todos los géneros son igualmente abundantes; por ello, en la estación 8 se observó que la dominancia se concentró en varios géneros y en términos generales que la densidad no se distribuyó homogéneamente. En contraste, en las estaciones 9 y 10 con el aumento en el valor de la equidad nos permitió constatar que existió una mayor uniformidad en la distribución de los géneros.

Por otro lado, las variaciones de la equidad estuvieron relacionadas directamente con los valores de  $H'$  ya que las estaciones con más altas diversidades fueron en las que se obtuvo también mayor uniformidad en la distribución de especies y por lo tanto menos especies dominantes.

De acuerdo con las observaciones realizadas en esta investigación, es evidente que los valores de riqueza, diversidad y equidad mostraron una tendencia relacionada con el gradiente espacial, es decir, una tendencia con valores superiores en las estaciones cercanas a la costa y valores inferiores en las estaciones tierra adentro y más lejanas a la línea costera.

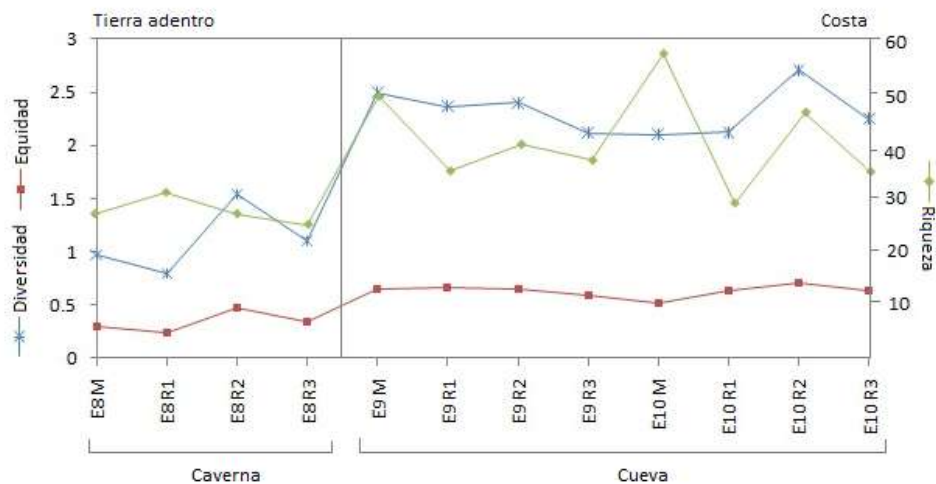


Figura 10. Gráfica de los valores de la riqueza, índice de diversidad y equidad en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

### ➤ Comparación de muestras con base en los datos biológicos

Al aplicar la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis con todos los grupos taxonómicos, se observó que existieron diferencias significativas entre densidades de las tres estaciones muestreadas del sistema (E8, E9 y E10). Esto se derivó de la obtención de resultados de  $\chi^2 = 16.984$ ,  $gl = 2$ ,  $p = .000 < 0.05$  e intervalos promedios con gran disimilitud (E8 = 535.78, E9 = 621.13 y E10 = 590.59), lo que confirmó junto con los análisis de riqueza, diversidad y equidad, la variabilidad o heterogeneidad en cuanto a la distribución espacial de los organismos.

Por otro lado, el mismo análisis realizado entre las réplicas de la estación 8 (E8M, E8R1, E8R2 y E8R3) perteneciente a la zona disfótica ubicada en la caverna, indicaron que no existieron diferencias significativas entre estas ( $\chi^2 = 0.631$ ,  $gl = 3$ ,  $p = .889 > 0.05$  e intervalos

promedios entre 190.27 y 198.57). Lo mismo sucedió con las réplicas de la estación 9 perteneciente a cueva (E9M, E9R1, E9R2 y E9R3), debido a que los resultados de  $\chi^2 = 4.352$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0.226 > 0.05$  e intervalos promedios entre 178.92 y 206.42, demostraron que no existieron diferencias significativas.

En el caso particular de las réplicas de la estación 10 perteneciente a cueva, aunque se diferenciaron de las estaciones 8 y 9, se presentaron diferencias significativas entre ellas ( $\chi^2 = 24.254$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0.00 < 0.05$  e intervalos promedios entre 162.25 y 231.11), que pudieron ser fundamentadas a corta escala por la disparidad en los valores de la densidad por réplica con una máxima de 2,730 ind/10 cm<sup>2</sup> y una mínima de 85 ind/10 cm<sup>2</sup>), o por el intervalo en la riqueza genérica (de 25 a 55 géneros). A una escala mayor, las diferencias observadas al interior de la estación 10 pudo quizá atribuirse a los cambios de marea (registrados en la [Tabla 4](#)) o también al cambio de direcciones de flujo entre el agua dulce y marina y sus velocidades, aún a pesar de que no se midieron dichos parámetros. En este caso se necesitan estudios posteriores para poder afirmar las causas verdaderas de estos resultados.

Por otro lado, las diferencias entre las réplicas de la E10, pudieran posiblemente adjudicarse a la incidencia de disturbios inducidos por actividades antropogénicas como el buceo que mencionan [Alcocer et al. \(1998\)](#), ya que cerca de la estación de muestreo se localiza un punto de entrada y salida del sistema.

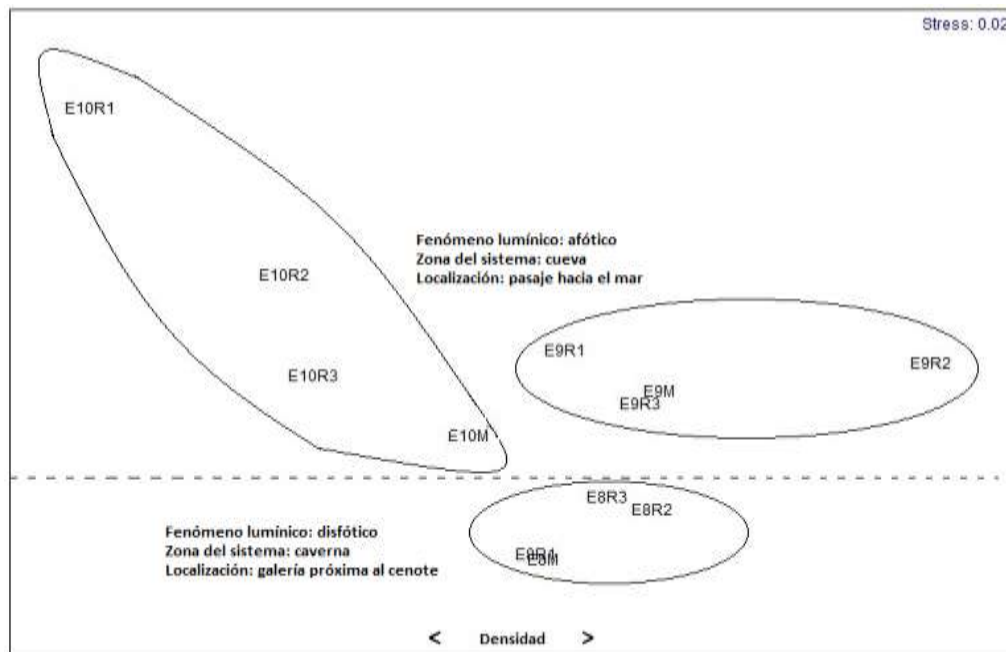
#### ➤ **Similitud entre zonas por agrupamiento y ordenación de los datos biológicos**

Con el análisis de similitud entre estaciones-réplicas aplicado para toda la comunidad, es decir, contemplando todos los grupos faunísticos y ordenado con MDS, se observó que la distribución espacial de este único muestreo dentro la temporada de secas identificó plenamente las tres estaciones de muestreo ([Fig. 11](#)).

El análisis presentó la mayor similitud (77.21%) en la estación 8 entre las réplicas E8M y E8R1, mientras que la menor similitud (2.42%) correspondió a las réplicas E9R2 y E10R1. Por ello, en la ordenación se observó una gran separación entre esas réplicas.

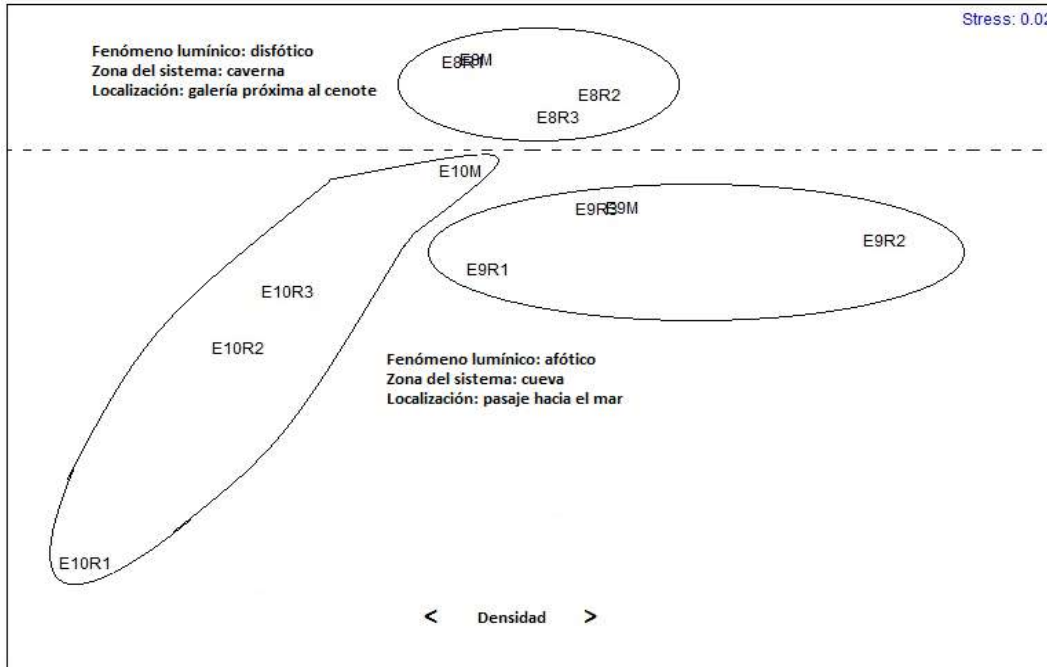
En particular, las réplicas de la estación 8 se agruparon con una similitud de entre 52.46 y 77.21% denotando una composición taxonómica parecida con más del 50%. Igualmente

sucedió con las réplicas de la estación 9, en las cuales se obtuvo entre 20.95 y un 70.72% de similitud. Por último, las réplicas de la estación 10 presentaron una similitud de entre 16.20 y 53.38%. Con lo anterior, la prueba de Kruskal-Wallis y el gran intervalo entre densidades, se pudo advertir la disimilitud entre las réplicas de la estación 10 en la cual se formaron tres subgrupos, uno perteneciente a la réplica E10R2 y E10R3, el segundo integrado por la réplica E10 M y el tercero por la réplica E10R1.



**Figura 11.** Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de todos los grupos taxonómicos presentes en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea recta punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema. Menor densidad hacia la izquierda, mayor a la derecha.

Respecto a la representación multidimensional basada únicamente en los foraminíferos bentónicos (Fig. 12), se distinguió también una diferenciación de las estaciones. Asimismo, se observó un agrupamiento de tres conjuntos con una disposición muy parecida a la de la figura anterior (Fig. 11) y con el mismo nivel de estrés, por lo que se derivó que fueron los foraminíferos, los que determinaron el patrón espacial de distribución de toda la comunidad, situación totalmente esperada teniendo en cuenta que los foraminíferos contribuyeron con más del 70% a la composición de la comunidad.

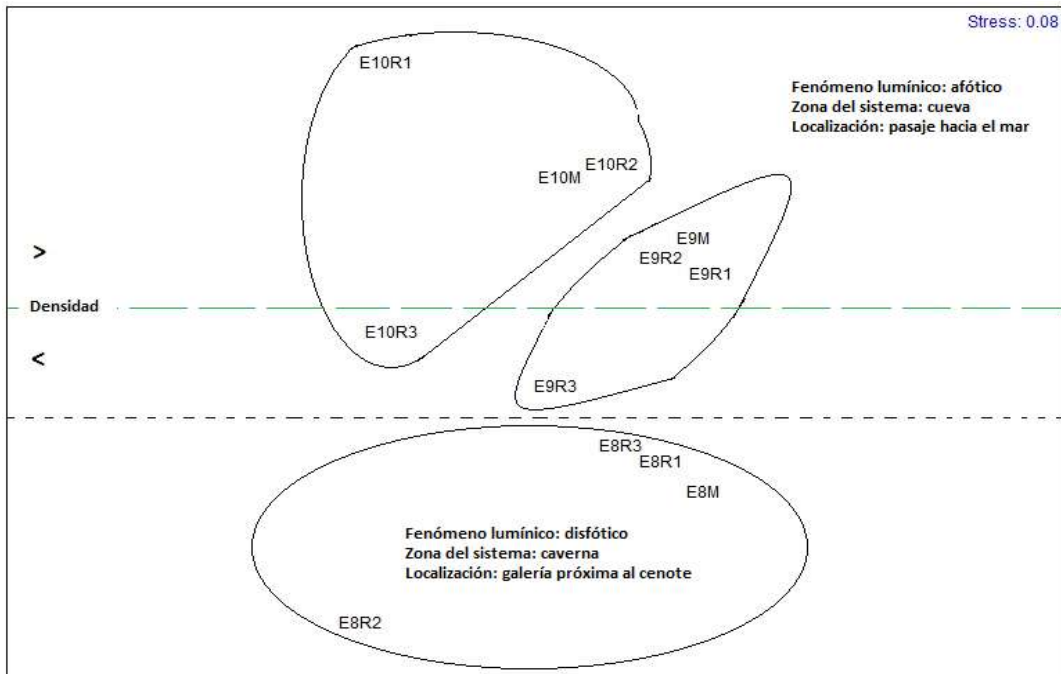


**Figura 12.** Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de foraminíferos bentónicos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea recta punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema. Menor densidad hacia la izquierda, mayor a la derecha.

Para evitar el sesgo en relación con los foraminíferos respecto a los demás grupos, se realizó una ordenación que incluyó solo a los metazoarios, resultando de forma generalizada una menor similitud entre estaciones y réplicas, presentándose un máximo de 70.57% entre las réplicas E9M y E9R2 y un mínimo de 0 entre las réplicas E8R2 y E10R1, esto último como resultado de la presencia del grupo anfípodos y copépodos únicamente en la réplica E10R1 (Fig. 13).

Específicamente en la estación 8, la mayor similitud se encontró entre las réplicas E8R1 y E8R3 con el 61.41%, mientras que la menor similitud (26.46%) se dio entre las réplicas E8M y E8R2. En la estación 9 fueron entre las réplicas E9M y E9R2 en donde se registró un 70.57% de semejanza, en comparación con las réplicas E9M y E9R3 que presentaron tan solo el 35.43%. Por su parte, la estación 10 mostró entre las réplicas E10M y E10R2 una igualdad de 52.99%, mientras que entre las réplicas E10M y E10R3 se obtuvo un 35.67%.

Sin embargo, al igual que en las representaciones anteriores se observó una diferenciación de tres grupos referentes a las estaciones de muestreo.



**Figura 13.** Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de los nemátodos, anfípodos, copépodos, oligoquetos y poliquetos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea finamente punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema. Línea punteada gruesa: separación de densidades mayores o menores a 10 ind/10 cm<sup>2</sup>.

Por otra parte, al efectuar el análisis multidimensional (MDS) de cada uno de los grupos, se advirtió que el patrón de distribución correspondiente a este estudio, fue el mismo; sin embargo, el grado de similitud entre réplicas y su disposición gráfica fue diferente para cada uno de ellos.

En el caso particular de los nemátodos, la distribución y el arreglo de los conglomerados con base en la relación faunística no fue tan clara como en los casos anteriores, debido a que se observaron dos comportamientos diferentes: por un lado la agregación por estación donde tres de las cuatro réplicas se agruparon como por ejemplo la E8 donde se juntaron la E8M, E8R1 y la E8R3, quedando separada la E8R2 por presentar solo al género *Terschellingia*. De igual forma, en la estación 9, las réplicas E9M, E9R1 y E9R2 se concentraron, mientras que la réplica E9R3 se encontró aislada por contener solo siete géneros en comparación con los 16 y 13 géneros presentes en las demás. Por último, las réplicas E10R1, E10R2 y E10R3 permanecieron juntas por contener entre cuatro y siete géneros, y la réplica E10M quedó apartada por contener la mayor riqueza que fue de 15 géneros. El patrón señalado, aunque formó también tres asociaciones coincidió con el comportamiento de la densidad por muestra,



ya que, en las réplicas E9M, E9R1, E9R2, E10M y E10R2 se obtuvo un intervalo entre 23 y 13 ind/10cm<sup>2</sup>, mientras que las réplicas E8M, E8R1, E8R3, E9R3, E10R1 y E10R3 presentaron entre 1 y 6 ind/10cm<sup>2</sup>, y quedó excluida la réplica E8R2 por contener menos de 1 ind/10cm<sup>2</sup>. La mayor similitud se registró entre las E9M y E10R2 con 74.65%, mientras que la menor semejanza fue de 0 entre las réplicas E8R2 y E10R1 (Fig. 14).

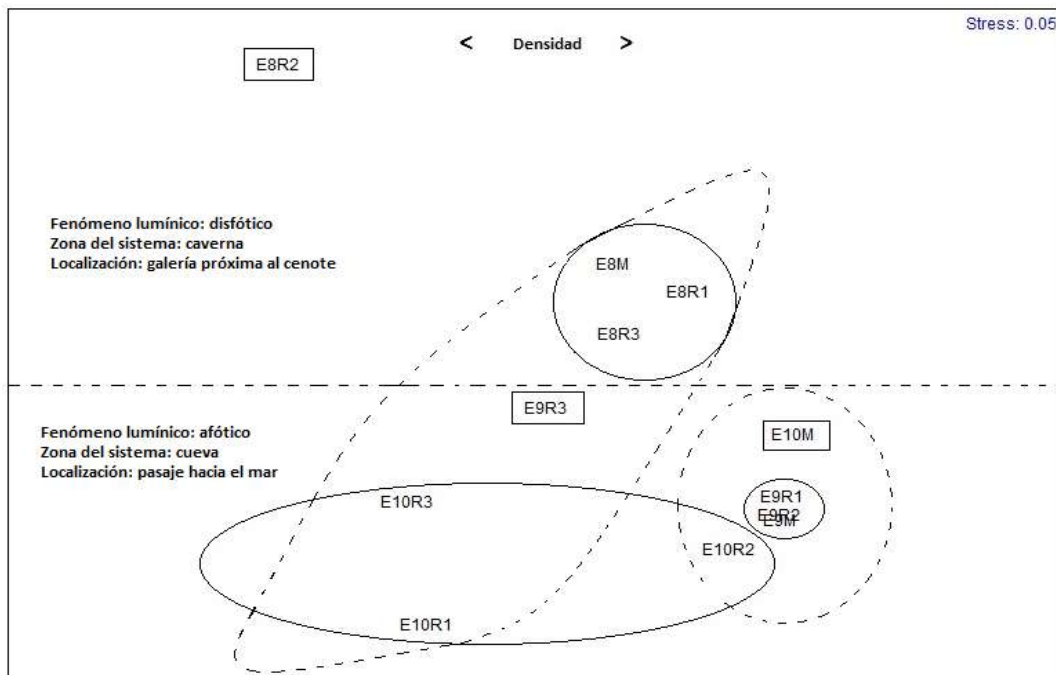
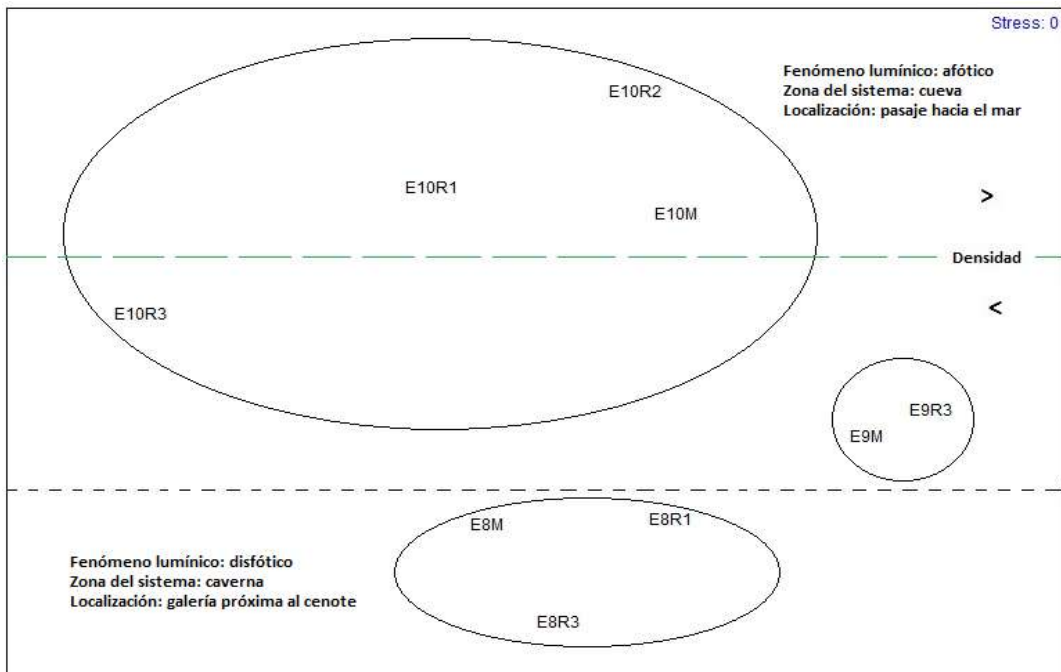


Figura 14. Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de nemátodos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea recta punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema. Línea circular punteada: densidades semejantes. Menor densidad hacia la izquierda, mayor a la derecha.

En el caso de la representación del grupo de los copépodos se distinguieron también tres conjuntos, los cuales se ubicaron en las estaciones ya establecidas (8, 9 y 10). La mayor similitud se obtuvo entre las réplicas E9M y E9R3 con 98.62% caracterizados únicamente por la presencia del género *Paramphiascella*. Una similitud nula se presentó entre las réplicas E8R3 y E9M y E9R3, y además en las E10M, E10R1, E10R2 y E10R3. Cabe destacar que la omisión de algunas réplicas como la E8R2, E9R1 y E9R2 se debió a la ausencia de organismos. Respecto al nivel de estrés con valor de 0, apuntó hacia una óptima representación respecto a los coeficientes de similitud (Fig. 15).



**Figura 15.** Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de copépodos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea finamente punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema. Línea punteada gruesa: separación entre mayores o menores densidades.

En los oligoquetos se distinguió también la formación de tres grupos pertenecientes a las estaciones 8, 9 y 10. Concretamente para el caso de la estación 8, las réplicas presentaron un intervalo de similitud entre 91.59% y 96.15%, mientras que en las réplicas de la estación 9 fue de 74.44%. En el caso de la estación 10, entre las réplicas E10M y E10R3, la similitud fue de 59.36%, ya que ambas presentaron a las U.T.O.'s A y B. Sin embargo, entre las dos réplicas anteriores y la réplica E10R2 se presentó solo un 32.08% de similitud debido a que en esta última solo se presentó la U.T.O. A. Esto causó que la E10R2 quedara agrupada con la estación 9 presentando un 100% de afinidad con las réplicas E9M y E9R2, tal y como se ve en la representación gráfica (Fig. 16).

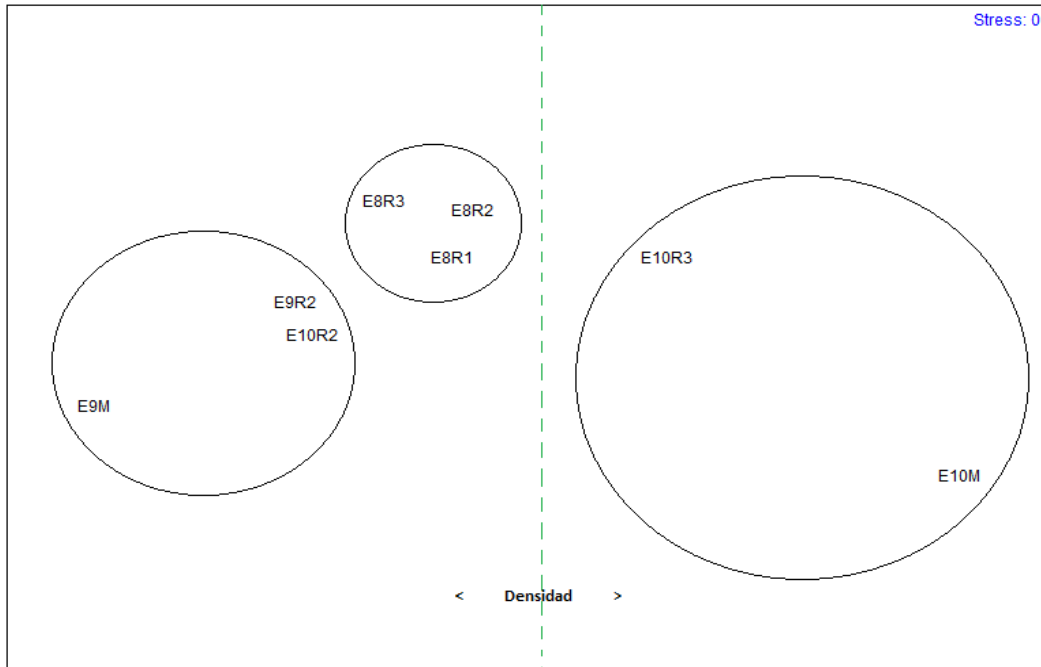


Figura 16. Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de oligoquetos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea recta punteada: separación de densidades. Menor densidad hacia la izquierda, mayor a la derecha.

En el caso de los poliquetos, se formaron cuatro grupos: dos pertenecientes a réplicas de la estación 8 (E8R1 y E8R2) debido a la nula similitud (0%) entre ellas, generada por la presencia de *Salvatoria* en una réplica y de un organismo perteneciente a la familia Sabellidae en otra, ambas con bajas densidades (Anexo 2, Tabla 29). Cabe destacar que en este caso, las réplicas E8R1 y E8R2 fueron consideradas como muestras, es decir, entidades únicas y sin relación con las demás.

En otro conjunto quedaron las réplicas E9M y E9R1 con un 62.41% de afinidad; y por último un grupo conformado por las réplicas E10M, E10R1, E10R2, E10R3 en donde se obtuvieron entre un 55.90 y 27.63% de similitud. Las réplicas E9R2 y E9R3 mostraron un 100% de igualdad, y un 73.16% con la réplica E10R1, por lo que se asociaron al grupo de la E10, esto a causa de la presencia de un solo género: *Capitella* (Fig. 17).

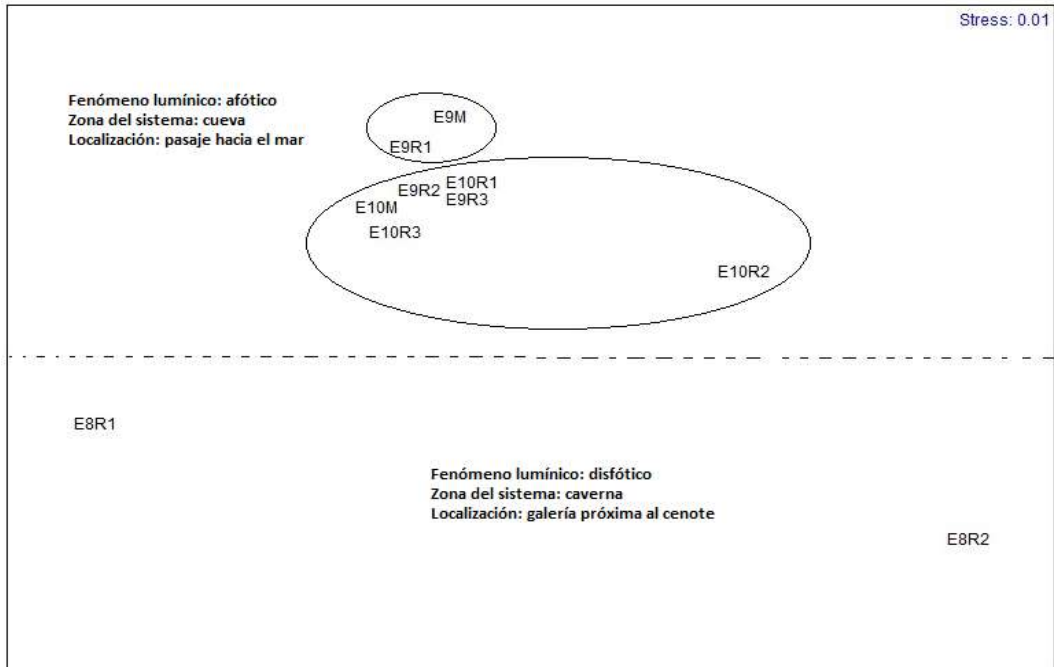


Figura 17. Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de poliquetos en el sistema Nohoch Nah Chich. Línea recta punteada: separación de fenómenos lumínicos y zonas del sistema.

En términos generales, al comparar la representación MDS de todos los grupos taxonómicos se observó un arreglo muy similar con limitadas diferencias. Específicamente, el análisis mostró la separación de tres grupos que son reflejo de las estaciones muestreadas (E8, E9 y E10), por lo que el patrón de ordenación específico no pertenece a la biología o al comportamiento de cada grupo taxonómico sino a los factores ambientales y a la influencia que podrían tener sobre los organismos. En este caso, y basándonos en estos resultados, se podría decir que los factores ambientales involucrados en la distribución de los organismos al momento del muestreo, inserto en la temporada de secas, probablemente fueron más significativos que los factores bióticos, y podría considerarse sobre todo, que la variabilidad en un tipo y tamaño específico de sedimento fue la que más influyó (ver caracterización sedimentológica). Riddle (1988) en su estudio sobre la distribución espacial y la estructura comunitaria de la macrofauna en la Gran Barrera Arrecifal de Australia, evidenció la importancia del tamaño de grano del sedimento como variable ambiental que determinante.

Asimismo, a través del análisis MDS, se pudo determinar que la distribución de los diversos grupos taxonómicos de este estudio, no fue de tipo uniforme ni aleatorio. Por el

contrario, debido a la heterogeneidad ambiental, se definió un comportamiento agregado o en forma de parches, en donde los organismos parecen distribuirse en diferentes zonas del ambiente estudiado, probablemente las más aptas para su sobrevivencia. Por ende, se puede suponer que cada parche presentó diferente susceptibilidad a una perturbación evitando la monopolización del espacio por grupos y/o géneros competitivamente dominantes (Reice, 1994). De acuerdo con Fleeger y Decho (1987), Sun y Fleeger (1991) y Giere (2009) mencionan que la formación de parches, es una característica típica de la meio y macrofauna.

Este análisis y la información que aporta sobre el patrón de distribución espacial de la macro y meiofauna constituye la primera etapa en el conocimiento de estas comunidades y por ello es importante para tener una idea respecto al comportamiento espacial de los diferentes grupos presentes. Sin embargo, es evidente que, por lo mismo, no se puede considerar como generalizable al resto de año, puesto que se basa en un muestreo de la época de secas. Solo con muestreos comparativos en otras épocas del año, que rebasan el alcance del presente estudio, se podrá complementar la información aquí presentada y tener una visión completa.

#### ➤ ***Interpretación del microhábitat con base en datos biológicos***

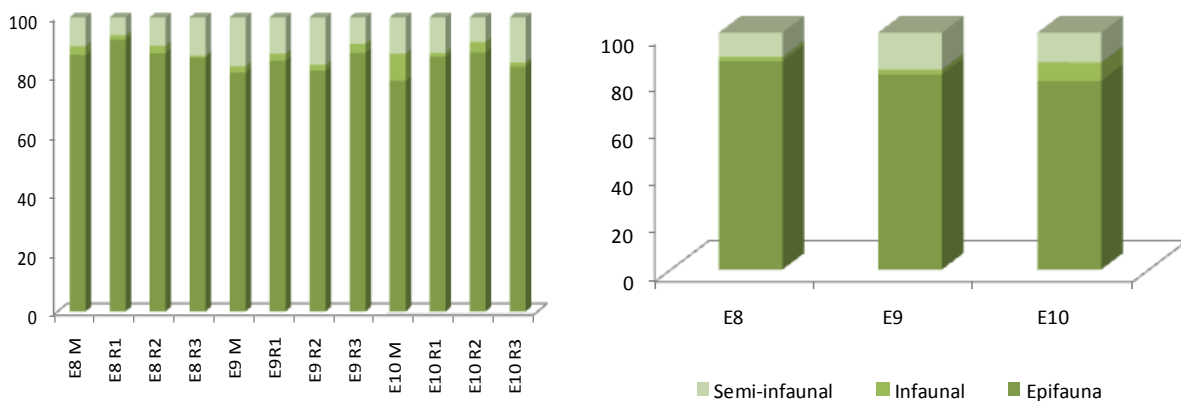
Antes de comenzar esta sección es importante mencionar nuevamente que los datos aquí reportados son resultado de un solo muestreo, y que de analizarse en una temporada distinta seguramente existirían algunas variaciones; no obstante, ello no les resta el valor científico, que poseen, es sólo que las inferencias aquí señaladas no pueden ser generalizadas por corresponder a un instante temporal; sin embargo sí permiten tener una buena aproximación respecto a los organismos y su ambiente. En este sentido, Weisberg *et al.* (1997) mencionó que generalmente las comunidades bentónicas han sido útiles para la caracterización del ambiente sobre todo las condiciones y los gradientes en escalas locales o inferiores, razón por la cual en este trabajo se las consideró bajo este aspecto.

#### Posición en el sedimento y características microambientales (Foraminíferos bentónicos)

La mayoría de los foraminíferos bentónicos extraídos en las muestras del sistema Nohoch Nah Chich correspondieron a formas epifaunales que constituyeron el 83.37% del total

del grupo, mientras que las formas semi-infaunales contribuyeron con el 14.52% y las infaunales, con el 2.15%. En este caso, a partir de la dominancia de los foraminíferos epifaunales, es decir, de los foraminíferos que viven en o sobre la interfase sedimento-agua, fue posible inferir a grandes rasgos que se trató de un ambiente oligotrófico. Ello basado en los trabajos de [Corliss y Emerson \(1990\)](#) que señalan que los protozoarios epifaunales se relacionan mayormente con sedimentos donde prevalece la escasez de alimento y/o con materia orgánica muy lábil. Esta condición ambiental de oligotrofia, fue validada también por la alta dominancia y frecuencia de los géneros *Ammonia* y *Quinqueloculina* en todas las estaciones, ya que estos dos géneros son totalmente epifaunales y típicos de bajas concentraciones de materia orgánica ([Anexo 2, Tabla 21](#)). Estos resultados corresponden muy bien a lo ya señalado por [Alcocer et al. \(1999\)](#) y [Escobar et al. \(2002\)](#) quienes ya habían determinado que el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote se considera como un sistema oligotrófico a ultraoligotrófico.

Continuando con los porcentajes, se observó que el número de protozoarios semi e infaunales se incrementó conforme se acortaba la distancia a la costa. Así, el porcentaje de semi-infaunales aumentó de un 10% en la estación 8, a un 12% en la estación 10, en tanto que los foraminíferos infaunales incrementaron su contribución pasando de un 2% en la E8 a un 8% en la E10 ([Fig. 18](#)).



**Figura 18.** Proporción general de la posición del sedimento (epifauna, semi-infauna e infauna) en la que se encontraron los foraminíferos bentónicos en el sistema Nohoch Nah Chich.

Este comportamiento permitió asumir que posiblemente los protozoarios semi e infaunales proliferaron especialmente en las estaciones 9 y 10 por la presencia de sedimentos

más gruesos y con espacios intersticiales de mayor tamaño (ver caracterización del sedimento) lo que en general indica que existe una mayor intrusión y bioturbación dentro del sedimento, lo cual podría posibilitar encontrar parcialmente cúmulos de materia orgánica quizá de mejor calidad a mayor profundidad.

Lo anterior se fundamenta en el modelo llamado TROX propuesto por *Jorissen et al.* (1995), *Gooday y Rathburn* (1999) y *Van der Zwaan et al.* (1999) en el que sugieren que los cambios comunitarios en los foraminíferos bentónicos, se encuentran asociados fundamentalmente a la concentración de oxígeno disuelto y al flujo de materia orgánica en la interfase sedimento-agua y medio intersticial (Fig. 19).

Particularmente, *Scott* (2001) menciona que el género epifaunal *Ammonia* tiene un metabolismo facultativo anaeróbico capaz de sobrevivir en condiciones de anoxia e inanición, al menos por 24 horas, por lo que se dedujo que con esas características se explicaba mejor la presencia del género en las tres estaciones de muestreo (E8, E9 y E10) ya que se consideraron como pertenecientes a un ambiente oligotrófico. En especial, es notable que la mayor densidad de este género se encontrara en la estación E8 con 287,610 ind/10 cm<sup>2</sup>.

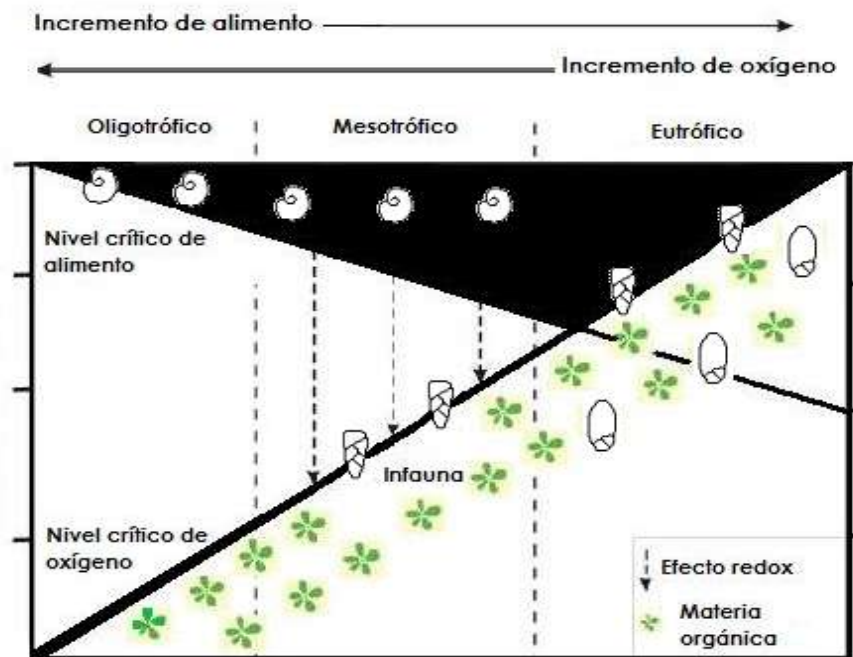


Figura 19. Modelo TROX: modelo conceptual que explica la distribución de foraminíferos bentónicos en el sedimento en términos de disponibilidad de alimento y concentraciones de oxígeno (Modificada de *Jorissen et al.* (1995)).

Una visión un tanto distinta a la anterior sobre el modelo TROX, la tiene [Armynot du Chatelet et al. \(2009\)](#) debido a que estos autores mencionan que en los ambientes marino-marginales, la distribución de los foraminíferos no puede ser descrita solo en términos del contenido de materia orgánica u oxígeno disuelto, ya que muchos otros factores como los hidrológicos y sedimentológicos, podrían desempeñar un papel importante.

En este caso, [Hayward et al. \(1996\)](#) revisaron los factores ambientales que influyen en la distribución de los foraminíferos en las costas de Nueva Zelanda y observaron que en orden decreciente de importancia actuaba la exposición a las mareas, la salinidad, las características sedimentarias, la cercanía con el mar, la calidad y cantidad de materia orgánica, el contenido de fosfatos y por último, el tipo de vegetación intersticial.

#### Alteración de las testas e hidrodinámica (Foraminíferos bentónicos)

Atendiendo la micro-arquitectura y el nivel de la alteración en las testas de los foraminíferos bentónicos vivos, las muestras fueron clasificadas físicamente resultando tres grupos: 1) buena, la cual se refirió a que la testa estaba en buenas condiciones y fue posible observar completamente el detalle superficial, es decir, el arreglo y la forma de las cámaras. 2) alterada, cuando las conchas presentaban daños visibles sobre todo en la periferia y 3) extremadamente alterada, cuando la testa presentaba fracturas, perforaciones o dilución ([Fig. 20](#)).

En este caso, la estación 10 localizada dentro de la cueva y la más cercana a la costa, se caracterizó por contener el mayor número de testas extremadamente alteradas con el 42.87%, en comparación con las estaciones 8 y 9, donde el número de conchas alteradas y extremadamente alteradas fue menor, constituyendo entre el 9.59 y el 17.04%, respectivamente.

El mayor porcentaje de testas extremadamente alteradas dentro de la estación 10 podría ser resultado del sometimiento de las conchas a procesos físicos, específicamente al desgaste de las testas por abrasión, producto de la acción de procesos de transporte sedimentario como las corrientes y el oleaje sobre el sedimento. Lo anterior podría interpretarse como la acción, sobre estos delicados organismos, de un ambiente de alta energía para la estación y posiblemente un ambiente en cierta manera hostil, para su desarrollo. Este señalamiento de un

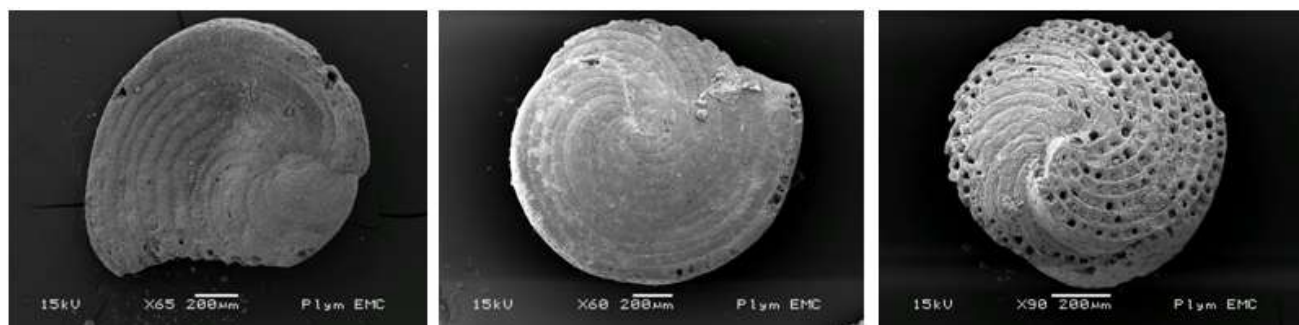


ambiente adverso o desfavorable en la E10, coincide totalmente con la menor densidad de organismos.

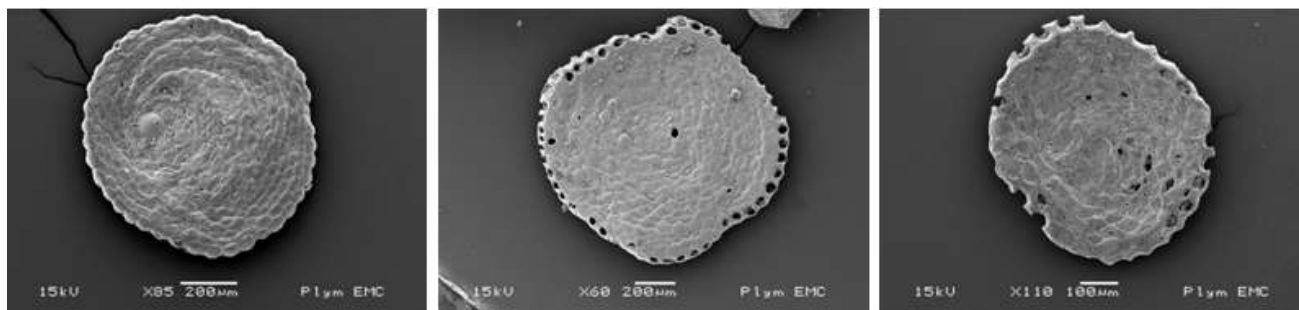
Cabe mencionar que Mills (1975), Smetacek (1984) y Pinet (2003) definen a las condiciones de alta energía como movimientos rápidos en el agua que al generar turbulencia mantienen al sedimento o aquellas partículas que lo conforman, especialmente las finas, en suspensión o resuspensión; asimismo, señalan que tanto la sedimentación como la resuspensión están entre los factores físicos que influyen mayormente en la estructura comunitaria bentónica.

Por otro lado, hay que tomar en cuenta que el daño en las testas también pudo ser ocasionado por generación de ácido carbónico al mezclarse el agua de los sistemas con el dióxido de carbono.

a) *Archaias*



b) *Cyclorbiculina*



**Figura 20.** Fotografías de Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de la alteración en las testas de a) *Archaias* sp. y b) *Cyclorbiculina* sp. Izquierda a derecha: buena, alterada y extremadamente alterada.

### Asociaciones e intervalo de salinidad (Foraminíferos bentónicos y metazoarios)

Los trabajos de Wang y Murray (1983), Villanueva (1994) y González-Regalado *et al.* (2001), indican que la asociación de foraminíferos bentónicos de los géneros *Ammonia* y

*Quinqueloculina* está generalmente confinada a un ambiente marino marginal con intervalos de salinidad de entre 30 y 36, lo que coincidió al tratarse de un sistema ubicado en la línea costera y que tiene intrusión marina .

Por otro lado, Suárez-Morales *et al.* (1996) mencionan que algunos copépodos harpaticoides de la familia Cletodidae son mesohalinos, es decir, que pueden habitar zonas con intervalos de 5 a 18 de salinidad, lo que concordó con la presencia y dominancia de *Cletodes* en la E8, es decir, la estación más alejada de la costa y probablemente con la salinidad más baja.

### Estrategias alimenticias (Foraminíferos bentónicos y metazoarios)

De acuerdo con la estrategia alimenticia de cada uno de los géneros de foraminíferos bentónicos determinada por Corliss (1991), Corliss y Chen (1988), Rosoff y Corliss (1992), Tyszka (1994) y Reolid *et al.* (2008a y 2008b), en este trabajo se diferenciaron cinco conjuntos tróficos basados en dicha información bibliográfica: 1) herbívoros activos, forrajeros y fitodetritivores; 2) endosimbiontes; 3) suspensivos; 4) detritívoros y bacteriófagos y 5) omnívoros. De estos, la dominancia estuvo a cargo de los dos últimos grupos, obteniéndose en los omnívoros el 37.65% y en los detritívoros el 26.22% del total de las estrategias alimenticias presentes (Fig. 21).

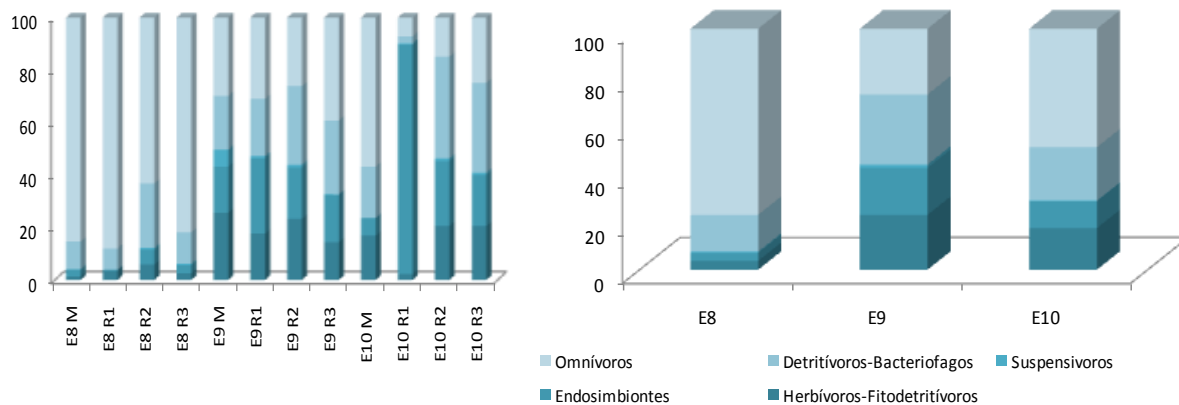
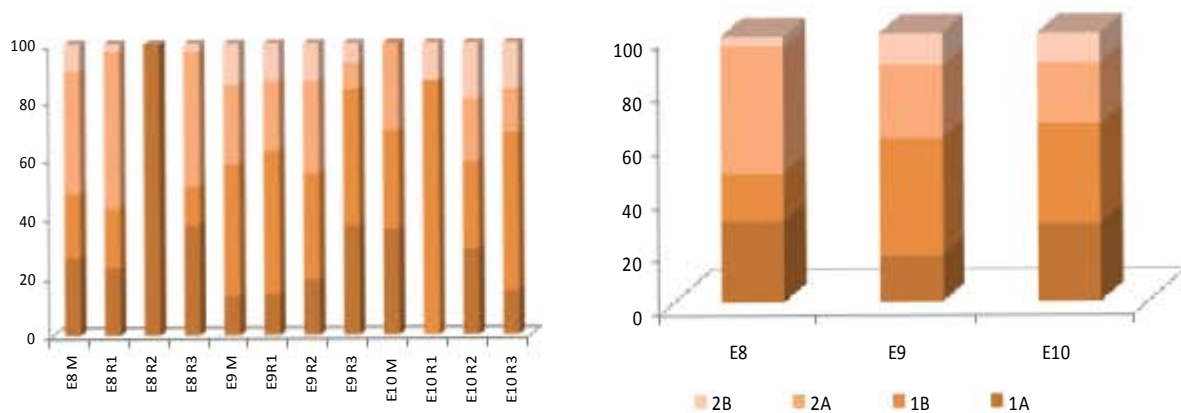


Figura 21. Proporción general de los conjuntos tróficos de foraminíferos bentónicos en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

En el caso de los nemátodos, al ser *Metalinhomoeus* y *Terschellingia* los géneros dominantes, las proporciones de las estrategias 1A y 1B correspondientes a detritívoros

selectivos y no selectivos, fueron las que sobresalieron con más del 50% del total de las condiciones tróficas (Fig. 22).



**Figura. 22.** Proporción general de los conjuntos tróficos de nemátodos en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote mencionados en la sección de Material y métodos. 2B: carroñeros y predadores, 2A: omnívoros, 1B: detritívoros no selectivos y 1A: detritívoros selectivos.

De acuerdo con Sarkka (1993), los copépodos harpaticoides son muy selectivos en su alimentación, motivo por el cual muchas veces ven reducidos sus recursos alimenticios, situación que posiblemente se reflejó en la riqueza genérica del grupo en las estaciones 8 y 9, la cual fue menor en comparación con lo que se presentó en la estación 10.

Por otro lado, Fauchald y Jumars (1979), Gathof (1984), Giagrande *et al.* (2005) y Domínguez-Castanedo *et al.* (2007) mencionaron que los capitélidos, que en este caso fueron los poliquetos más abundantes, frecuentes y dominantes dentro del sistema Nohoch Nah Chich, son organismos detritívoros no selectivos y generalmente oportunistas, que pueden adaptarse a cualquier tipo de ambiente. Cruz-Abrego *et al.* (1994) y Dean (2001) señalan que los capitélidos pueden encontrarse desde la zona intermareal hasta aproximadamente los 1,000 m de profundidad por lo que se conciben como organismos resistentes a una gran variedad de condiciones. En cuanto a los sílidos, correspondientes a *Brania*, *Erinaceusyllis*, *Salvatoria* y *Sillidae* sp., estos autores señalaron que son omnívoros.

A pesar de la escasa información bibliográfica existente sobre el conocimiento del comportamiento trófico de los grupos faunísticos presentes en el estudio, fue evidente la uniformidad en las dietas y la dominancia de la omnivoría y la detritivoría como estrategias alimenticias generalistas. A partir de ello, se podría pensar que la adopción de estas dos

estrategias pudo haber surgido como medida de prevención en la competencia por el poco alimento en un sistema oligotrófico como lo es Nohoch Nah Chich.

### ➤ **Patrones de distribución**

Para valorar la similitud entre zonas y posteriormente la posible existencia de un patrón de distribución, se utilizó la Prueba de Mantel, en la cual resultó que la comunidad del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote estuvo fuertemente relacionada con la variabilidad ambiental y sobre todo con la variabilidad de los procesos locales y a microescala ( $p < 0.05$ ), señalándose así un patrón de distribución definido. Esto robusteció lo planteado en el análisis del MDS, acerca de un posible comportamiento en parches o agregaciones producto de una heterogeneidad ambiental local.

La suma de todos los resultados y las consideraciones realizadas anteriormente en las diferentes secciones, aunadas a la prueba de Mantel, permitieron suponer que la estación 10 localizada en la parte de cueva más cercana al mar, y percibida a partir de inferencias en los datos biológicos, como un ambiente de alta energía que posiblemente constituyó un hábitat adverso para el grupo de los foraminíferos bentónicos. En efecto y corroborado ya que estos presentaron la menor densidad de organismos y la mayor cantidad de testas alteradas y extremadamente alteradas de todo el muestreo. Lo anterior coincidió con estudios realizados por [Culver \(1990\)](#), quien relacionó el decremento de la abundancia y/o densidad de los foraminíferos bentónicos con el aumento de la energía en el oleaje y el sedimento por el daño causado a sus conchas.

En contraste, la E10, podría con las mismas inferencias, considerarse como un ambiente favorable para aquellos organismos con estructuras bien desarrolladas y adaptadas para la locomoción. Esto coincide con los resultados del estudio ya que se observaron las mayores densidades y la riqueza genérica más alta de diferentes grupos taxonómicos como los anfípodos, copépodos, oligoquetos y poliquetos ([Anexo 2, Figura 27](#)).

Por otro lado, el registro de los valores más altos de riqueza, diversidad y equidad en la E10, también podría ser el resultado de se tratará de una zona de transición o ecotono en

donde confluyeran organismos típicamente marinos y organismos con resistencia o adaptación a amplios intervalos ambientales (salinidad, materia orgánica u oxígeno disuelto, entre otros).

En la estación 9, correspondiente a la cueva en la zona intermedia, se encontraron los valores más altos de abundancia en el grupo de los foraminíferos bentónicos con 1,263,852 ind/10 cm<sup>2</sup> de densidad máxima por réplica, con lo cual se constituyen como el grupo dominante y en segundo término vienen de los nemátodos con 207 ind/10 cm<sup>2</sup> también con la densidad más alta por réplica del muestreo (**Anexo 1, Tabla 18**). Además de sus mayores riquezas genéricas, estos valores parecieron estar más conectados a las condiciones energéticas del ambiente; esto es, ambos grupos al parecer habitan zonas con menor energía para evitar dañar, bien sea sus testas o sus cutículas, según el caso (*Beukema, 1976; Steyaert et al., 2003*).

La estación 8 perteneciente a caverna cerca del cenote, señalada por ser un ambiente de depósito (baja energía) y por contener sedimentos finos pero con asentamientos de vegetación circundante como ramas y hojas provenientes del manglar (ver caracterización sedimentológica), presentó en general la menor riqueza, diversidad y equidad de todas las estaciones, lo cual, indicaría de acuerdo con *Magurran (2004)* un ambiente hostil resultado probablemente de condiciones severas de oligotrofia y anoxia, como se mencionó anteriormente.

## **Sistema Aktun-Ha, cenote Carwash**

### ➤ ***Caracterización del sedimento***

Al evaluar las propiedades físicas de los sedimentos en húmedo pertenecientes al sistema Aktun-Ha, cenote Carwash, se observó que estos eran muy finos, fangosos, compactos y con una alta capacidad de retención de humedad. Específicamente, en el caso de la estación 5 (M, R1, R2 y R3) se distinguieron clastos redondeados, en contraste con la estación 6 (M, R1, R2 y R3) en donde se presentaron sedimentos en forma cristalina (angulosos), lo que denota el grado de evolución de los sedimentos. Los clastos redondeados tienen una mayor esfericidad debido al efecto abrasivo del transporte por la lejanía del área fuente y los angulosos apuntan a clastos inmaduros. Por otro lado, en la estación 7 (M, R1, R2 y R3) se evidenció un alto porcentaje de materia orgánica como hojarasca proveniente de la vegetación terrestre.

Estas observaciones sobre la consistencia y forma del sedimento constituyeron evidencias que permitieron reconocer la existencia de una reducción de los espacios intersticiales entre el sedimento redondeado de la parte más profunda de la cueva y el sedimento anguloso ubicado en la parte intermedia de la cueva, lo cual podría haber afectado en gran medida la bioturbación por parte de algunos componentes de la fauna de invertebrados.

La gama de coloración se mantuvo dentro de colores pardos y rojizos (Tabla 13), denotando por un lado la posible existencia de fenómenos de oxidación y por el otro, la probable presencia de taninos procedentes de los manglares, aspectos que aunque no se midieron, se supone pudieron causar el predominio de condiciones disóxicas a anóxicas (<1 ml/l O<sub>2</sub>) dentro del sedimento y consecuentemente la posible ausencia o disminución en la abundancia y/o densidad de organismos, de acuerdo a lo expresado por Warwick y Buchanan (1970) y Tiején (1977).

En general, en este sistema se advirtió una variación en las características sedimentológicas a lo largo de las estaciones de muestreo (E5, E6 y E7), las cuales podrían tener implicaciones faunísticas, ya que de acuerdo con Higgins y Thiel (1988), Giere (1993) y Coull (1999), el sedimento es en general uno de los factores clave que limita en mayor medida la estructura comunitaria y la distribución espacial de los grupos faunísticos.

**Tabla 13.** Características colorimétricas de las muestras del sistema Aktun-Ha, cenote Carwash.

| Estación | Tabla de Munsell | Color                     |
|----------|------------------|---------------------------|
| E5 M     | 10YR/4/6         | Marrón amarillento oscuro |
| E5 R1    | 7.5YR/4/4        | Café                      |
| E5 R2    | 10YR/5/8         | Marrón amarillento        |
| E5 R3    | 7.5YR/5/6        | Café oscuro               |
| E6 M     | 5YR/4/6          | Rojo amarillento          |
| E6 R1    | 10YR/4/6         | Marrón amarillento oscuro |
| E6 R2    | 5YR/6/4          | Marrón rojizo claro       |
| E6 R3    | 5YR/6/6          | Amarillo rojizo           |
| E7 M     | 5YR/2.5/2        | Marrón rojizo oscuro      |
| E7 R1    | 5YR/2.5/2        | Marrón rojizo oscuro      |
| E7 R3    | 10YR/6/8         | Amarillo pardo            |

### ➤ **Análisis faunístico**

Dentro del sistema Aktun-Ha, cenote Carwash se extrajeron 884 organismos pertenecientes a tres grandes grupos y concentrados en tres phyla (Tabla 14). En este sistema se presentaron 18 géneros en total, es decir, solo el 20% del número de los géneros totales registrados en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote descrito anteriormente. Con el comparativo de ambos sistemas, se observó que la fauna bentónica posiblemente responde diferente ante un gradiente espacial. En este caso, podría ser causado por los 8 km de distancia que este sistema tiene con respecto a la costa.

En este sistema, fue evidente una tendencia de disminución de abundancia y densidad hacia tierra adentro, lo que coincidió con lo mencionado por Austin y Warwick (1989) que señalan que generalmente los parámetros comunitarios de abundancia y densidad tienden a disminuir conforme se alejan de la costa. Por lo tanto, esta variación en la composición de los invertebrados bentónicos locales reflejó parte de la complejidad de los sistemas anquihalinos.

**Tabla 14.** Clasificación taxonómica de los grupos encontrados de meiofauna en el sistema Aktun-Ha, cenote Carwash de acuerdo con Armstrong (2005) y Brusca y Brusca (2005).

| Phylum     | Subphylum | Clase       | Subclase | Superorden | Orden          | Nombre común |
|------------|-----------|-------------|----------|------------|----------------|--------------|
| Sarcodina  |           | Rhizopoda   |          |            | Foraminiferida | Foraminífero |
| Nematoda   |           |             |          |            |                | Nemátodo     |
| Arthropoda | Crustacea | Maxillopoda | Copepoda |            |                | Copépodo     |

En este sistema, al igual que en el sistema Nohoch Nah Chich, los foraminíferos dominaron la comunidad correspondiéndoles el 99.3% del total, al cual le siguieron los nemátodos con el 0.6% y por último el grupo de los copépodos con el 0.1%. Una particularidad en Aktun-Ha, Carwash es que casi todos los organismos identificados pertenecieron a la meiofauna permanente, situándose la mayor densidad de protozoarios en la estación 7 perteneciente a la zona de caverna más cercana al cenote, y la mayor densidad de metazoarios en la estación 5 correspondiente a la cueva.





Familia Bolivinitidae Cushman, 1927  
     *Bolivina* sp.  
 Superfamilia Discorbacea Ehrenberg 1838  
     Familia Asterigerinidae D'Ordingy 1839  
         *Asterigerina* sp.  
 Superfamilia Rotaliacea Ehrenberg, 1839  
     Familia Elphidiidae Galloway 1933  
         Subfamilia Elphidiinae Galloway 1933  
             *Elphidium* sp.  
 Superfamilia Orbitoidacea Schwager, 1876  
     Familia Eponididae Hofker 1951  
         *Eponides* sp.  
         *Neoponides* sp.  
 Superfamilia Cassidulinacea d'Orbingy 1839  
     Familia Anomalinidae Cushman 1927  
         Subfamilia Anomaliniinae Cushman 1927  
             *Cibicidooides* sp.  
             *Hanzawaia* sp.  
 Superfamilia Robertinacea Reuss, 1850  
     Familia Ceratobuliminidae Cushman, 1927  
         Subfamilia Epistomininae Wedekind, 1937  
             *Hoeglundia* sp.  
     Familia Rotaliidae Ehrenberg, 1839  
         Subfamilia Rotaliinae Ehrenberg, 1839  
             *Ammonia* sp.

*Bolivina* fue el género dominante ya que presentó el mayor porcentaje de abundancia constituyendo 58.09% del total, seguido de *Elphidium* con 36.45%, y 13 géneros más con porcentajes inferiores a 2.97 que sumados representaron el 5.46% (Anexo 2, Tabla 20).

En la estación 5 correspondiente a cueva, *Bolivina* fue también el género dominante con 37 ind/10 cm<sup>2</sup> en la E5R3 y el género más frecuente con el 50% de aparición. En cambio, en la estación 6, fue el género *Miliolinella*, pues fue el único género presente con 2 ind/10 cm<sup>2</sup> y el 25% de aparición ya que se presentó en una sola una réplica. En la estación 7, correspondiente a caverna fue nuevamente *Bolivina* junto con el género *Elphidium*, los dominantes y con más de un 75% de frecuencia de aparición (Anexo 2, Tabla 20).

La densidad más alta por género correspondió de igual manera a *Bolivina* con 10,199 ind/10 cm<sup>2</sup> en la réplica E7R3; mientras que la más baja, de 1 ind/10 cm<sup>2</sup>, se obtuvo con el género *Hanzawaia* en la réplica E7M. Con respecto a la densidad por estación, la mayor agregación de organismos se presentó en la E7 localizada en la caverna, es decir, la zona disfótica cerca del cenote, ya casi a la salida del sistema, obteniéndose el 99.85% del total de la comunidad, con una densidad máxima de 275,479 ind/10 cm<sup>2</sup> en la réplica E7R3 y una densidad

mínima de 13 ind/10 cm<sup>2</sup> en la réplica E7M. Esto contrastó totalmente con la densidad de la cueva en las estaciones 5 y 6 y sus respectivas réplicas, las cuales fluctuaron entre 2 y 37 ind/10 cm<sup>2</sup> (Anexo 1, Tabla 18). En forma general, se observó que los valores de densidad de este sistema fueron significativamente diferentes de las estaciones costeras E8, E9 y E10 del sistema Nohoch Nah Chich, aún cuando no se correlacionaron estadísticamente.

### Nemátodos

Por otra parte, los nemátodos que participaron con sólo el 0.60% del total, estuvieron representados por dos familias y dos géneros *Daptonema* (66.67%) y *Paradesmodora* (33.33%) (Tabla 16). Ambos géneros tuvieron una distribución bastante restringida, ya que fueron exclusivos de la estación 5 réplica E5R3 con una densidad de entre 5 y 2 ind/10 cm<sup>2</sup> (Anexo 2, Tabla 23). Tanto *Daptonema* como *Paradesmodora*, aunque han sido identificados en diversos lugares como el Rio Hondo, Bacalar Chico, Quintana Roo por De Jesús de Navarrete y Gongora-Pech (2009) y el archipiélago de Sabana-Camaguey, Cuba por López Cánovas y Pastor de Ward (2006), constituyen nuevos registros para los sistemas anquihalinos.

Tabla 16. Listado taxonómico de los nemátodos del sistema Aktun-Ha, Carwash en este estudio de acuerdo con Chitwood y Chitwood (1977), Platonova y Galtsova (1985) y Eyuaalem-Abebe *et al.* (2006).

Phylum Nematoda Potts, 1932

Clase Chromadorea

Orden Desmodorida De Coninck, 1965

Suborden Desmodorina De Coninck, 1965

Superfamilia Desmodoroidea Filipjev, 1922

Familia Desmodoridae Filipjev, 1922

Subfamilia Desmodorinae Filipjev, 1922

*Paradesmodora* sp.

Orden Monhysterida Filipjev, 1929

Suborden Monhysteroidea De Coninck y Schuurmans Stekhoven, 1933

Superfamilia Sphaerolaimoidea Filipjev, 1918

Familia Xyalidae Chitwood, 1951

*Daptonema* sp.

### Copépodos

En este grupo únicamente se identificó a *Calanus*, un género perteneciente al orden Calanoida, que solo se presentó en la estación 7, réplica E7R3 con una densidad de 2 ind/10 cm<sup>2</sup> (Tabla 17; Anexo 2, Tabla 27).

El género *Calanus* ha sido identificado previamente en los arrecifes de la porción norte de la Península de Yucatán por [Álvarez-Cadena et al. \(1998\)](#) y en los arrecifes enfrente de Mahahual por [Suárez-Morales y Gasca \(2000\)](#). También se ha registrado en la corriente de Florida de Miami ([Moore y Oberry, 1957](#)).

Sin embargo, al ser este género y en general este Orden de vida libre y planctónico, su presencia podría estar relacionada con la dificultad de muestreo en estos ambientes, es decir, que se hubieran recolectado accidentalmente organismos de la parte pelágica.

**Tabla 17.** Listado taxonómico de los copépodos del sistema Aktun-Ha, Carwash de este estudio de acuerdo con [Bradford et al. \(1974\)](#).

Phylum Arthropoda Siebold 1845  
Subphylum Crustacea Pennant 1777  
Clase Maxillopoda Dahl 1956  
Subclase Copepoda Milne-Edwards, 1840  
Superorden Gymnoplea Giesbert, 1882  
Orden Calanoida. Sars, 1903  
Familia Calanidae Dana, 1849  
*Calanus* sp.

### ➤ **Riqueza, diversidad y equidad**

Es de especial valor resaltar que la mitad de todas las muestras no presentaron ningún organismo, por lo que se trabajaron solo las seis muestras restantes en el programa PRIMER 5, resultando que la riqueza genérica promedio en el sistema fue de tres con un intervalo de un género en las réplicas E5R3 y E6R2 y 12 géneros en la réplica E7R1.

Por su parte, la diversidad promedio fue relativamente baja, con un valor promedio de 0.31, fluctuando entre 0 correspondiente a las réplicas que solo contenían un género y 1.03 a la réplica E7R1 con 12 géneros. En términos generales debido a la amplitud en la variación del índice no se observó ninguna tendencia en particular. De acuerdo con [Magurran \(2004\)](#), la fauna es más diversa en hábitats donde hay menos estrés natural, tanto físico, químico y/o antropogénico, lo cual permite un óptimo desarrollo de las comunidades. Por lo tanto, se puede asumir que la estabilidad ambiental incrementa la diversidad de la meiofauna; de ello, se desprendió que en el sistema de Aktun-Ha, Carwash, los valores tan bajos y las grandes divergencias observadas sugieren una alta inestabilidad ecológica. En el caso de la equidad, los valores fueron relativamente bajos oscilando entre 0 y 1 con un promedio de 0.21 ([Fig. 23](#)).

En general, tanto la riqueza, diversidad y equidad presentaron valores muy bajos e irregulares comparados con lo mencionado por Magurran (2004), lo que denotó claramente una heterogeneidad en la estructura faunística del sistema producto posiblemente de factores desfavorables para el desarrollo de la meiofauna como falta de alimento (oligotrofia), oxígeno y tal vez contaminación por actividades humanas como el lavado de automóviles que ahí se realiza.

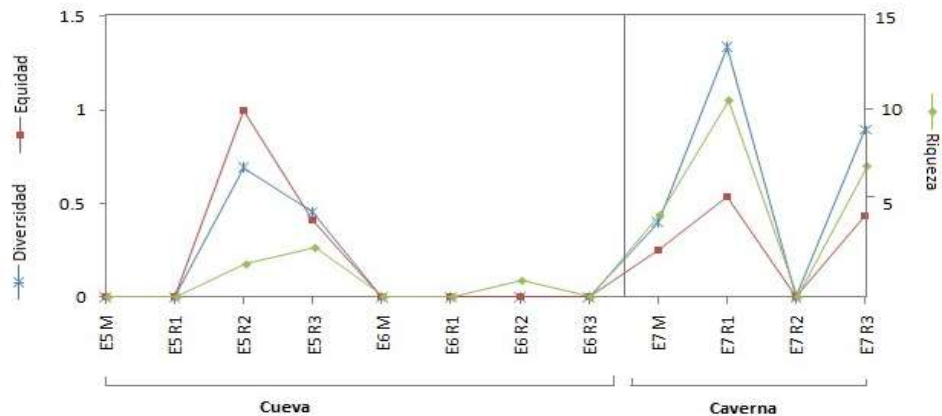


Figura 23. Gráfico de valores de la riqueza, diversidad y equidad en el sistema Aktun-Ha, Carwash.

### ➤ Comparación de muestras con base en los datos biológicos

Al realizar la comparación de las muestras en las diferentes estaciones del sistema a través de la prueba de Kruskal-Wallis, se pusieron de manifiesto diferencias significativas entre las estaciones con base en la desigualdad de los intervalos promedio (E5 = 100.15, E6 = 94.36 y E7 = 130.99) además de una  $X^2 = 38.47$ ,  $gl = 2$ ,  $p = .000 < 0.05$ .

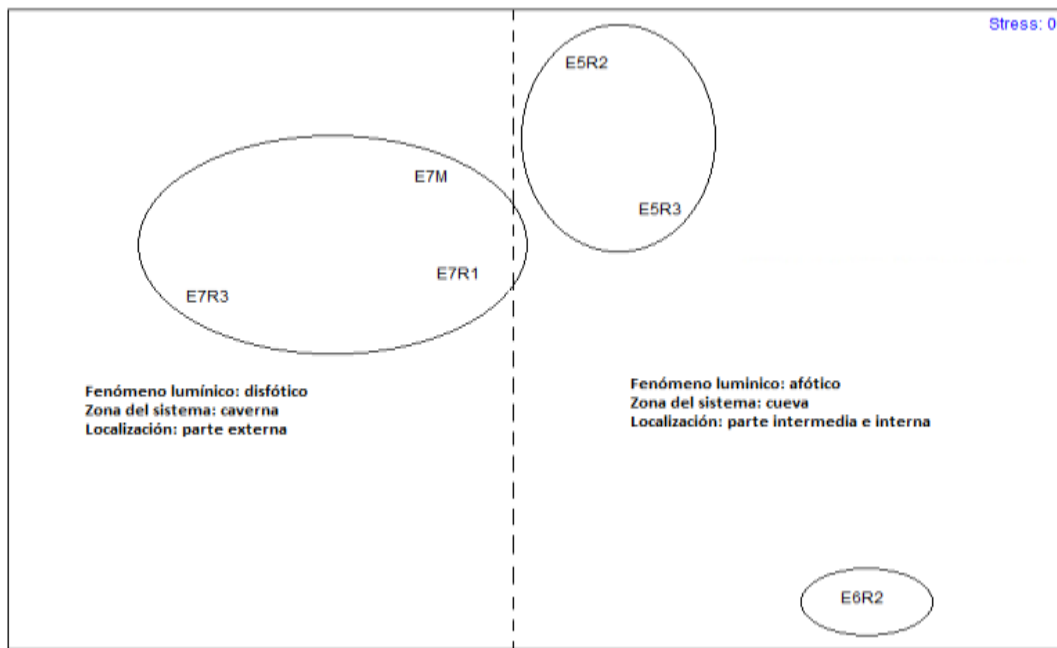
Por otra parte, también resultado de la misma prueba de Kruskal-Wallis, se demostró que la estaciones 5 y 6 pertenecientes a la zona de cueva presentaron afinidad entre réplicas, esto producto de los intervalos promedio registrados y una  $p > 0.05$  (E5:  $X^2 = 5.81$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0.121 > 0.05$  y E6=  $X^2 = 3.00$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0.392 > 0.05$ ).

En tanto, en la estación 7, ubicada en la zona de caverna, se evidenció un contraste significativo y una diferencia entre las réplicas basado en la desigualdad entre los intervalos promedio de entre 24 y 46.28, una  $X^2 = 17.56$  con  $gl = 3$ ,  $p = 0.001 < 0.05$ ; siendo esta disimilitud ocasionada por el impacto antropogénico ya que donde se ubica la estación está el paso de

entrada y salida a la cueva, a lo cual se agrega a la contaminación por el lavado de automóviles que refiere *Alcocer et al. (1998)*.

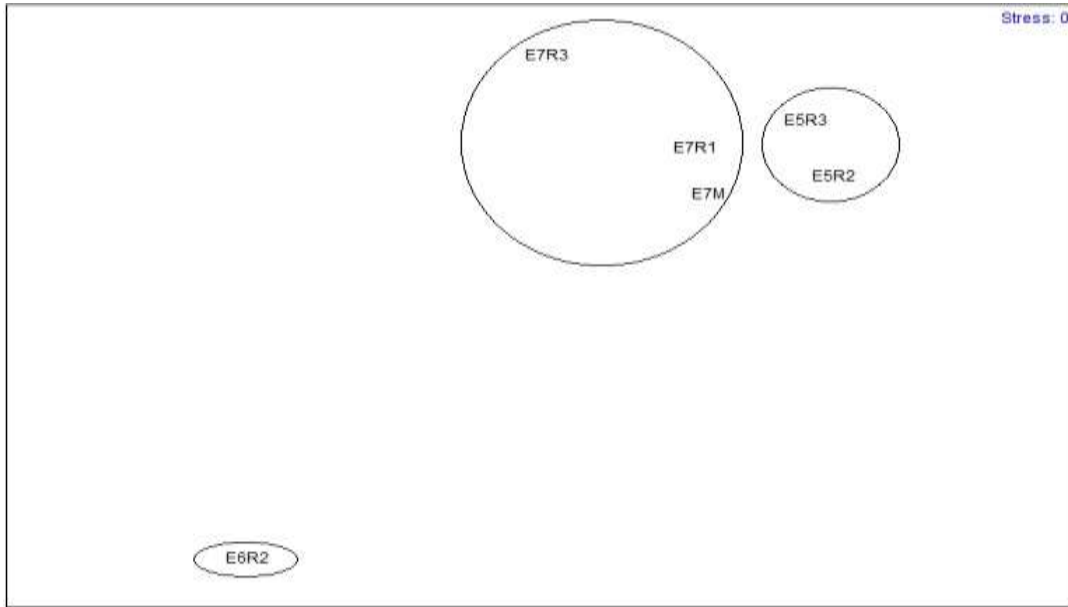
➤ **Similitud entre zonas por agrupamiento y ordenación de los datos biológicos**

El análisis de similitud tomando en cuenta los tres grupos faunísticos presentes en este sistema arrojó como resultado la separación de tres grupos correspondientes a las estaciones de muestreo, en donde al parecer la estación 5 y la 7 fueron más afines entre sí por presentar mayores densidades, en comparación con la estación 6, que quedó separada del resto por contener solo 1 ind/10 cm<sup>2</sup> (Fig. 24).



**Figura 24.** Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de todos los grupos taxonómicos presentes en el sistema Aktun-Ha. Línea recta punteada: separación fenómenos lumínicos y zonas del sistema.

En la representación basada en los foraminíferos (Fig. 25), aunque se observó la diferenciación de las estaciones 5, 6 y 7, no se distinguió algún factor abiótico que pudiera relacionarse con la variabilidad espacial o que mostrara un comportamiento definido.



**Figura 25.** Representación multidimensional (MDS) de similitud entre las diferentes estaciones y sus réplicas en términos de composición taxonómica y densidad de todos los foraminíferos bentónicos presentes en el sistema Aktun-Ha.

➤ **Interpretación del microhábitat con base en datos biológicos**

Para ampliar la información presente en este estudio y las hipótesis propuestas al respecto, se analizaron los datos biológicos para obtener inferencias sobre el ambiente dentro del sistema anquihalino, tal y como se realizó en el sistema anterior.

**Posición en el sedimento y características microambientales (Foraminíferos bentónicos)**

En este sistema, fueron los foraminíferos infaunales quienes dominaron con un 94% del total, sobre todo en las estaciones 5 y 7, resultado de la presencia del género *Bolivina*. En este sentido, su alta representatividad en el sistema apuntó hacia la existencia de bajas concentraciones de oxígeno disuelto (hipoxia y anoxia), ello sustentado en trabajos de autores como Harman (1964), Phleger y Soutar (1973), Ingle *et al.* (1980), Bernhard (1986), Murray (1991, 2001, 2006), Kaiho (1994, 1999), Debenay *et al.* (2001) y van Hengstum *et al.* (2009) en donde mencionan a *Bolivina* como indicadora de condiciones entre 0.5 y 0 ml/L de oxígeno disuelto y uno de los géneros más resistentes y tolerantes a condiciones adversas.

En este caso, se sugiere que el bajo contenido de oxígeno se de quizás consecuencia de las actividades antropogénicas que generan cantidades excesivas de nutrientes como el lavado de automóviles (Suárez-Morales, *et al.*, 1996; Rocha *et al.*, 1998) y de la combinación de poca circulación en el sistema y del consumo por parte de la biota.

En la estación 6, solo se registró el género *Miliolinella*, un foraminífero epifaunal, que por tanto dominó esta posición en la zona. No obstante, por la baja densidad y poca frecuencia de aparición de *Miliolinella* (0.1 ind/10cm<sup>2</sup>, 25%) podría tratarse de un organismo alóctono o retrabajado (van Hengstum *et al.*, 2009) (Fig. 26).

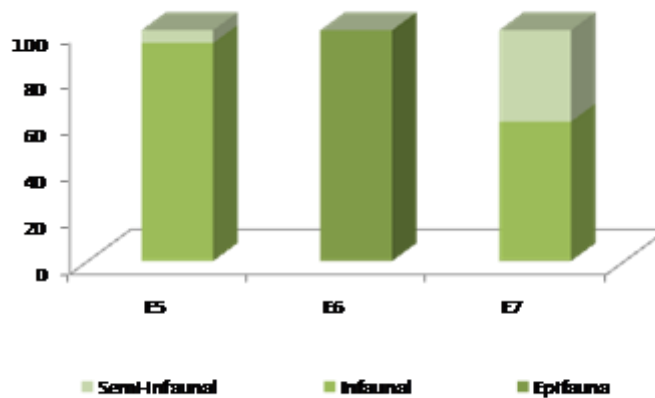


Figura 26. Proporción general de la posición del sedimento (epifauna, semi-inafauna e infauna) en la que se encontraron los foraminíferos bentónicos del sistema Aktun-Ha, Carwash.

### Estrategias alimenticias (Foraminíferos y metazoarios)

En el sistema de Aktun-Ha Carwash, dominó el tipo de alimentación correspondiente a los detritívoros tanto en foraminíferos con un 97% como en los nemátodos con un 100%, lo que indica que posiblemente se trate de un ambiente oligotrófico.

Específicamente para el grupo de los nemátodos, De Jesus de Navarrete y Gongora-Pech (2009) mencionan que en la época de nortes y secas generalmente dominan los nemátodos que se alimentan de detritos o de depósito, lo cual resultó acorde con el periodo de muestreo de este estudio que fue en el mes de abril. Por otro lado, los mismos autores también sugieren que en Río Hondo, Bacalar Chico, Quintana Roo, la dominancia de organismos detritívoros tiene una clara relación con ambientes de baja energía y poca profundidad.

Respecto a los copépodos calanoides, [Moreno-Amich et al. \(1999\)](#) mencionan que en el noreste de la península Ibérica generalmente la presencia del orden Calanoida corresponde a una situación de oligotrofia habitual en condiciones de confinamiento cuando se ha producido un estancamiento de agua, lo que al parecer pudiera ser similar en el sistema Aktun-Ha y sobretodo en la época de secas por la nula infiltración (ver contexto temporal).

### ➤ **Patrones de distribución**

La prueba de Mantel realizada dentro de la comunidad del sistema Aktun-Ha, Carwash reveló grandes disimilitudes entre las estaciones y también una ausencia en la correlación espacial ( $p > 0.05$ ) entre las matrices de distancia ecológica, geográfica y ambiental resultado posiblemente de la baja abundancia y densidad de organismos.

Sin embargo, aun cuando el análisis no mostró ninguna similitud entre las variables o un patrón definido, se constató por medio de los análisis de MDS una distribución diferenciada de los grupos faunísticos entre las distintas estaciones de muestreo.

En este caso, la baja abundancia y densidad de organismos en las tres estaciones sumadas a la dominancia de los foraminíferos infaunales dentro del sistema, puede estar relacionada con la presencia de un ambiente desfavorable u hostil, en el que posiblemente prevalezcan condiciones hipóxicas o anóxicas, quizás resultantes de la combinación de la poca circulación en el sistema, del consumo por parte de la biota, de la degradación de materia orgánica proveniente de los desechos de actividades antropogénicas o bien procedente de los manglares y de la acumulación de taninos en los sedimentos. A propósito de esta última característica, [Coull \(1999\)](#) mencionó que en Queensland, Australia, los taninos procedentes de los manglares parecían inhibir la presencia de la meio y macrofauna y/o limitaban su abundancia y densidad.

Por otro lado, al parecer, la presencia de una heterogeneidad sedimentológica pasando de sedimentos angulosos a redondeados, también determinó la composición, abundancia penetración o bioturbación de la fauna tal como lo mencionan [Hulings y Gray \(1976\)](#), [Higgins y Thiel \(1988\)](#), [Giere \(1993\)](#) y [Coull \(1999\)](#).



Finalmente, aunque el objetivo primordial de este trabajo fue exploratorio y descriptivo, dejó de ser solo un análisis guía para examinar el contexto ecológico con criterios cuantitativos y cualitativos. Los resultados de este trabajo reflejan la estructura comunitaria y la situación ecológica de algunas zonas de estos sistemas anquihalinos en la época en que fueron muestreados y no se pretende que sean extrapolables a todo el año o a todo el sistema estudiado, sino un primer paso para conocerlos, analizarlos e interpretarlos. Por tanto, los resultados y el análisis a que dieron lugar, constituyen una información fidedigna para intensificar futuros estudios más detallados de estos interesantes sistemas.

También se espera que sirvan de base para profundizar sobre los aspectos más relevantes que de aquí se desprenden, en particular, es evidente que como solo se tomó un muestreo, el seguimiento en el tiempo sería un paso sucesivo obligado, así como también la evaluación de los efectos de la intervención antropogénica y la descripción de especies que por ahora solo se pudieron identificar como posiblemente nuevas para la ciencia.

Igualmente, intenta fomentar el interés en la conservación de los sistemas anquihalinos, a la vez que se aprovechan racionalmente estos recursos en los ámbitos sociales, turísticos y estéticos.

## Conclusiones

Del presente trabajo de investigación se derivan las siguientes conclusiones que en general se puede decir que permitieron ampliar el conocimiento de la estructura comunitaria de los invertebrados bentónicos en dos sistemas anquihalinos dentro en una época de secas y ayudaron a la comprensión de su respuesta ante diversos factores ambientales. Las conclusiones son las siguientes:

- La mayor abundancia absoluta se presentó en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote ubicado a 70 m de la línea costera, ya que allí se recolectaron y analizaron 6,664 organismos, mismos que contrastaron significativamente con los 884 organismos del sistema Aktun-Ha, Carwash localizado a 8 km de la costa.
- La comunidad bentónica en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote estuvo constituida por seis grupos taxonómicos, siendo estos: foraminíferos, nemátodos, anfípodos, copépodos, oligoquetos y poliquetos, en tanto que dentro del sistema Aktun-Ha, Carwash se presentaron solo tres grupos taxonómicos: foraminíferos, nemátodos y copépodos.
- En el sistema Nohoch Nah Chich se identificaron 90 géneros y cinco unidades taxonómicas operacionales; en contraste, dentro del sistema Aktun-Ha, se registraron 18 géneros, es decir, solo el 20% del número de los géneros totales registrados en el primer sistema.
- La mayor riqueza genérica total se presentó dentro del sistema Nohoch Nah Chich con un promedio de 36 géneros, con un intervalo total de entre 25 géneros en la estación más alejada de la costa (E8) y 57 géneros en la estación más cercana al mar (E10). La riqueza más baja se registró en el sistema Aktun-Ha, Carwash con un promedio de 3 géneros y un intervalo completo de un género en las estaciones pertenecientes a cueva (E5 y E6) y 12 géneros en la estación localizada en caverna (E7).
- El sistema con mayor diversidad fue Nohoch Nah Chich, Casa Cenote con un promedio de 1.91 y un intervalo de entre 0.79 en la estación E8 (estación más lejana al mar) a 2.70 en la estación E10 (estación más cercana a la costa). En comparación con Aktun-Ha, Carwash que fue el menos diverso ya que presentó un promedio de 0.31 con un intervalo de entre 0 en las estaciones E5 y E6 y 1.03 en la estación E7.

- Se constituyeron 87 nuevos registros de distribución correspondientes a toda la fauna bentónica localizada en el sistema Nohoch Nah Chich. En tanto que para el sistema Aktun-Ha, Carwash solo se obtuvieron 15 nuevos registros debido a que los géneros de foraminíferos bentónicos *Ammonia*, *Bolivina* y *Jadammina* ya habían sido registrados en el área de estudio.
- Se plantearon ampliaciones geográficas para tres géneros pertenecientes al grupo de los poliquetos (*Capitella*, *Erinaceusyllis* y *Salvatoria*) dentro del sistema Nohoch Nah Chich.
- El grupo más representativo de la comunidad bentónica por su mayor abundancia, densidad, frecuencia de aparición y dominancia dentro de la temporada de secas en ambos sistemas, fue el de los foraminíferos bentónicos por constituir entre el 76 y 99% de la abundancia total, mostrar una densidad por réplica de entre 13 y 1,236,852 ind/10 cm<sup>2</sup> y presentar entre 39 y 15 géneros totales.
  - ❖ Entre los foraminíferos bentónicos que dominaron en ambos sistemas, se observaron diferencias notables, ya que en el sistema Nohoch Nah Chich destacaron las formas epifaunales y en el sistema sistema Aktun-Ha las formas infaunales, posiblemente como producto de una heterogeneidad ambiental.
  - ❖ Por otro lado, la clasificación del nivel de la alteración en las testas en el sistema Nohoch Nah Chich mostró una disminución de organismos extremadamente alterados de la estación más cercana a la costa (E10) hacia la estación más lejana (E8).
  - ❖ Se amplió el intervalo de salinidad para la presencia y buen desarrollo de los foraminíferos de 8-12 a 1.51 registrado en el sistema Aktun-Ha, Carwash.
- Con el índice de similitud de Bray-Curtis y el MDS se identificó en cada uno de los sistemas un patrón espacial de las localidades de muestreo, quedando separados principalmente tres grupos que son reflejo de las estaciones planteadas; advirtiéndose que quizás el patrón de ordenación no pertenece a la biología o al comportamiento de cada grupo taxonómico sino a los factores ambientales que podrían actuar sobre los organismos.
- El patrón de distribución faunístico del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote estuvo relacionado positivamente (Mantel:  $p < 0.05$ ) con la variabilidad ambiental y los procesos a microescala por lo que se sugirió una distribución espacial en forma de parche. Por el

contrario en Carwash, sistema Aktun-Ha, no fue posible distinguir un patrón de distribución definido (uniforme, en parches o al azar) debido a la baja abundancia y densidad de organismos que presentó (Mantel:  $p > 0.05$ ).

- Considerando la revisión bibliográfica sobre las características y/o requerimientos de cada uno de los géneros identificados en ambos sistemas se evidenció la uniformidad en las dietas y la dominancia de la omnivoría y la detritivoría.

A partir de lo anterior, se advirtió la existencia de una heterogeneidad faunística dentro de cada uno de los sistemas y en el comparativo de ambos. Asimismo, se observó una disminución progresiva de los indicadores estructurales de la comunidad (abundancia, riqueza y diversidad) a través del gradiente espacial de la costa hacia tierra adentro, en donde se presentaron valores superiores dentro del sistema Nohoch Nah Chich y valores inferiores en el sistema Aktun-Ha, Carwash; por ello se propuso que la distancia a la costa pudiera ser posiblemente un factor determinante en la estructura comunitaria.

## **Recomendaciones y sugerencias**

- Es necesario realizar investigaciones de mayor escala en espacio (mayor número de estaciones de muestreo a lo largo de los sistemas anquihalinos) y tiempo (en las diferentes temporadas) para detectar la persistencia o los cambios en la estructura comunitaria con respecto a los estudios que arrojó este estudio.
- Con base en los resultados obtenidos, se advierte la gran necesidad de incrementar las investigaciones enfocadas a ampliar el conocimiento ecológico y biológico de las comunidades bentónicas, así como el efecto que causan las actividades antropogénicas en los sistemas anquihalinos que cada vez se va presentando con mayor frecuencia.

## Anexo 1.

Tabla 18. Resumen de resultados de los análisis estadísticos y multivariados de los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash.

| Estación                               | Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote |                    |           | Sistema Aktun-Ha, Carwash |                    |                  |
|--|---------------------------------------|--------------------|-----------|---------------------------|--------------------|------------------|
|  | E8                                    | E9                 | E10       | E5                        | E6                 | E7               |
| Clasificación del sistema              | -----                                 | A 70 m de la costa | -----     | -----                     | A 8 km de la costa | -----            |
| Zona del sistema                       | Caverna                               | Cueva              | Cueva     | Cueva                     | Cueva              | Caverna          |
| Fenómeno lumínico                      | Distófico                             | Afótico            | Afótico   | Afótico                   | Afótico            | Disfótico        |
| <b>Caracterización sedimentológica</b> |                                       |                    |           |                           |                    |                  |
| Tamaño de sedimento                    | Fino                                  | Grueso             | Grueso    | Fino                      | Fino               | Fino             |
| Características del sedimento          | Materia orgánica                      | Biogénico          | Biogénico | Redondeado                | Anguloso           | Materia orgánica |
| <b>Parámetros comunitarios</b>         |                                       |                    |           |                           |                    |                  |
| Total de organismos extraídos          | -----                                 | 6,664              | -----     | -----                     | 884                | -----            |
| Densidad suma total                    | 427,149                               | 1,483,597          | 40,583    | 46                        | 2                  | 275,838          |
| Densidad promedio total                | 106,787                               | 370,899            | 10,146    | 11                        | 1                  | 68,960           |
| Densidad máxima en réplica             | 178,842                               | 1,264,070          | 31,707    | 42                        | 2                  | 275,481          |
| Densidad mínima en réplica             | 52,419                                | 60,444             | 562       | 3                         | 2                  | 79               |
| Géneros totales por sistema            | -----                                 | 97                 | -----     | -----                     | 18                 | -----            |
| Riqueza genérica promedio total        | 27                                    | 40                 | 41        | 1                         | 1                  | 6                |
| Riqueza genérica máxima en réplica     | 31                                    | 49                 | 57        | 3                         | 1                  | 12               |
| Riqueza genérica mínima en réplica     | 25                                    | 35                 | 29        | 2                         | 1                  | 5                |
| Diversidad promedio total              | 1.10                                  | 2.34               | 2.29      | 0.28                      | 0                  | 0.65             |
| Diversidad máxima en réplica           | 1.54                                  | 2.40               | 2.69      | 0.69                      | 0                  | 1.33             |
| Equidad promedio total                 | 0                                     | 1                  | 1         | 0.35                      | 0                  | 0.30             |
| Equidad máxima en réplica              | 0.47                                  | 0.66               | 0.70      | 1                         | 0                  | 0.53             |
| <b>Prueba de Kruskal-Wallis</b>        |                                       |                    |           |                           |                    |                  |
| Diferencia entre estaciones            | Si                                    | Si                 | Si        | Si                        | Si                 | Si               |
| Valor de p (0.05)                      | 0.000                                 | 0.000              | 0.000     | 0.000                     | 0.000              | 0.000            |
| Diferencia entre réplicas              | No                                    | No                 | Si        | No                        | No                 | Si               |
| Valor de p (0.05)                      | 0.88                                  | 0.22               | 0.00      |                           |                    |                  |
| <b>Prueba de Mantel</b>                |                                       |                    |           |                           |                    |                  |
| Valor de p (0.05)                      | Menor                                 | Menor              | Menor     | Mayor                     | Mayor              | Mayor            |
| <b>Foraminíferos</b>                   |                                       |                    |           |                           |                    |                  |
| Densidad promedio                      | 106,729                               | 370,727            | 9,931     | 10                        | 1                  | 68,959           |
| Densidad máxima en réplica             | 178,823                               | 1,263,852          | 31,297    | 37                        | 2                  | 275,479          |
| Géneros totales por sistema            | -----                                 | 39                 | -----     | -----                     | 15                 | -----            |
| Riqueza genérica promedio              | 17                                    | 25                 | 19        | 1                         | 1                  | 6                |
| Riqueza genérica máxima en réplica     | 24                                    | 28                 | 25        | 2                         | 1                  | 12               |
| Riqueza genérica mínima en réplica     | 14                                    | 20                 | 12        | 1                         | 1                  | 5                |
| <b>Nemátodos</b>                       |                                       |                    |           |                           |                    |                  |
| Densidad promedio                      | 20                                    | 163                | 81        | 1                         | 0                  | 0                |
| Densidad máxima en réplica             | 69                                    | 207                | 154       | 5                         | 0                  | 0                |
| Géneros totales por sistema            | -----                                 | 20                 | -----     | -----                     | 2                  | -----            |
| Riqueza genérica promedio              | 7                                     | 12                 | 9         | 1                         |                    |                  |
| Riqueza genérica máxima en réplica     | 9                                     | 16                 | 15        | 2                         | 0                  | 0                |
| Riqueza genérica mínima en réplica     | 1                                     | 7                  | 4         | 2                         | 0                  | 0                |

Tabla 18. Continuación. Resumen de resultados de los análisis estadísticos y multivariantes realizados muestras de los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash.

| Estación                           | Sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote |    |       | Sistema Aktun-Ha, Carwash |    |       |
|------------------------------------|---------------------------------------|----|-------|---------------------------|----|-------|
|                                    | E8                                    | E9 | E10   | E5                        | E6 | E7    |
| <b>Anfipodos</b>                   |                                       |    |       |                           |    |       |
| Densidad promedio                  | 0                                     | 0  | 87    | -                         | -  | -     |
| Densidad máxima en réplica         | 0                                     | 0  | 170   | -                         | -  | -     |
| Riqueza genérica máxima en réplica | 0                                     | 0  | 2     | -                         | -  | -     |
| <b>Copéodos</b>                    |                                       |    |       |                           |    |       |
| Densidad promedio                  | 3                                     | 1  | 23    | 0                         | 0  | 1     |
| Densidad máxima en réplica         | 7                                     | 2  | 28    | 0                         | 0  | 2     |
| Géneros totales por sistema        | -----                                 | 17 | ----- | -----                     | 1  | ----- |
| Riqueza genérica promedio          | 2                                     | 1  | 6     | -                         | -  | 1     |
| Riqueza genérica máxima en réplica | 4                                     | 1  | 8     | -                         | -  | 1     |
| Riqueza genérica mínima en réplica | 1                                     | 1  | 7     | -                         | -  | -     |
| <b>Oligoquetos</b>                 |                                       |    |       |                           |    |       |
| Densidad promedio                  | 8                                     | 2  | 16    | -                         | -  | -     |
| Densidad máxima en réplica         | 12                                    | 5  | 45    | -                         | -  | -     |
| Géneros totales por sistema        | -----                                 | 5  | ----- | -                         | -  | -     |
| Riqueza genérica promedio          | 1                                     | 1  | 2     | -                         | -  | -     |
| Riqueza genérica máxima en réplica | 1                                     | 1  | 5     | -                         | -  | -     |
| Riqueza genérica mínima en réplica | 1                                     | 1  | 1     | -                         | -  | -     |
| <b>Poliquetos</b>                  |                                       |    |       |                           |    |       |
| Densidad promedio                  | 2                                     | 6  | 8     | -                         | -  | -     |
| Densidad máxima en réplica         | 5                                     | 10 | 16    | -                         | -  | -     |
| Géneros totales por sistema        | -----                                 | 12 | ----- | -                         | -  | -     |
| Riqueza genérica promedio          | 1                                     | 2  | 3     | -                         | -  | -     |
| Riqueza genérica máxima en réplica | 2                                     | 4  | 5     | -                         | -  | -     |
| Riqueza genérica mínima en réplica | 1                                     | 1  | 1     | -                         | -  | -     |

## Anexo 2. Foraminíferos

**Tabla 19.** Densidad promedio y frecuencia de los géneros de foraminíferos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

| Género          | Sistema Nohoch Nah Chich |          |           |           |           |     |             |          |            |           |           |     |              |        |        |         |      |     |
|-----------------|--------------------------|----------|-----------|-----------|-----------|-----|-------------|----------|------------|-----------|-----------|-----|--------------|--------|--------|---------|------|-----|
|                 | Estación E8              |          |           |           |           |     | Estación E9 |          |            |           |           |     | Estación E10 |        |        |         |      |     |
|                 | M                        | R1       | R2        | R3        | X         | F   | M           | R1       | R2         | R3        | X         | F   | M            | R1     | R2     | R3      | X    | F   |
| Ammonia         | 40389.51                 | 46176.21 | 101657.51 | 99386.63  | 71902     | 100 | 14426.966   | 4199.610 | 196050.346 | 47722.035 | 65599.739 | 100 | 14024.34     | 0.00   | 156.00 | 794.19  | 3744 | 75  |
| Amphisorus      | 119.85                   | 113.46   | 7.09      | 0.00      | 60        | 75  | 1108.614    | 911.186  | 18205.992  | 3120.014  | 5836.452  | 100 | 14.98        | 37.23  | 17.73  | 33.68   | 26   | 100 |
| Amphistegina    | 719.10                   | 0.00     | 2269.10   | 1361.46   | 1087      | 75  | 1902.622    | 569.048  | 39957.454  | 4594.930  | 11756.014 | 100 | 13.11        | 17.73  | 44.32  | 111.68  | 47   | 100 |
| Archaias        | 0.94                     | 5.32     | 0.00      | 453.82    | 115       | 75  | 1513.109    | 1162.914 | 72719.376  | 5318.206  | 20178.401 | 100 | 194.76       | 207.41 | 143.59 | 436.09  | 245  | 100 |
| Articulina      | 0.00                     | 0.00     | 459.14    | 0.00      | 115       | 25  | 794.007     | 3.545    | 3642.971   | 28.364    | 117.222   | 100 | 120.79       | 3.55   | 7.09   | 1.77    | 33   | 100 |
| Asterigerina    | 479.40                   | 113.46   | 5899.66   | 2269.10   | 2190      | 100 | 6097.378    | 2611.239 | 116177.983 | 12082.964 | 34242.391 | 100 | 1829.59      | 0.00   | 140.05 | 652.37  | 656  | 75  |
| Bolivina        | 479.40                   | 567.28   | 453.82    | 907.64    | 602       | 100 | 479.401     | 340.365  | 7261.124   | 1361.461  | 2360.588  | 100 | 1797.75      | 0.00   | 7.09   | 28.36   | 458  | 75  |
| Brizalina       | 479.40                   | 113.46   | 2269.10   | 0.00      | 715       | 75  | 0.000       | 0.000    | 0.000      | 453.820   | 113.455   | 25  | 359.55       | 0.00   | 0.00   | 28.36   | 97   | 50  |
| Bulimina        | 0.00                     | 226.91   | 1815.28   | 453.82    | 624       | 75  | 479.401     | 0.000    | 0.000      | 0.000     | 119.850   | 25  | 0.00         | 0.00   | 7.09   | 0.00    | 2    | 25  |
| Bulliminella    | 359.55                   | 0.00     | 907.64    | 0.00      | 317       | 50  | 0.000       | 0.000    | 0.000      | 0.000     | 0.000     | 0   | 239.70       | 0.00   | 0.00   | 28.36   | 67   | 50  |
| Cancris         | 0.00                     | 0.00     | 453.82    | 0.00      | 113       | 25  | 14.981      | 0.000    | 10891.686  | 14.182    | 2730.212  | 75  | 0.00         | 0.00   | 1.77   | 0.00    | 0    | 25  |
| Cibicides       | 4314.607                 | 3063.287 | 10891.686 | 14068.428 | 8084.502  | 100 | 1198.502    | 340.365  | 43566.743  | 3687.289  | 12198.225 | 100 | 2516.85      | 0.00   | 1.77   | 56.73   | 644  | 75  |
| Clavulina       | 0.000                    | 113.455  | 0.000     | 0.000     | 28.364    | 25  | 29.963      | 0.000    | 1.773      | 453.820   | 121.389   | 75  | 241.57       | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 60   | 25  |
| Coscinospira    | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 44.944      | 113.455  | 3630.562   | 1106.187  | 1223.787  | 100 | 0.00         | 0.00   | 33.68  | 0.00    | 8    | 25  |
| Cyclorbiculina  | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 0.000       | 3.545    | 58.500     | 141.819   | 50.966    | 75  | 49.63        | 85.09  | 0.00   | 53.18   | 47   | 75  |
| Cymbaloporetta  | 0.000                    | 567.275  | 3176.742  | 1361.461  | 1276.369  | 75  | 3760.300    | 1029.959 | 112579.330 | 6240.028  | 30902.404 | 100 | 844.57       | 0.00   | 49.64  | 397.09  | 323  | 75  |
| Elphidium       | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 943.820     | 39.000   | 53.182     | 269.456   | 326.365   | 100 | 0.00         | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 0    | 0   |
| Eponides        | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 119.850     | 0.000    | 0.000      | 0.000     | 29.963    | 25  | 0.00         | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 0    | 0   |
| Massilina       | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 0.000       | 0.000    | 0.000      | 0.000     | 0.000     | 0   | 119.85       | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 30   | 25  |
| Miliolina       | 0.000                    | 0.000    | 1815.281  | 0.000     | 453.820   | 25  | 0.000       | 113.455  | 0.000      | 0.000     | 28.364    | 25  | 0.00         | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 0    | 0   |
| Miliolinella    | 119.850                  | 680.730  | 453.820   | 1815.281  | 767.420   | 100 | 6067.416    | 1134.551 | 76247.119  | 9090.587  | 23134.918 | 100 | 2996.25      | 0.00   | 37.23  | 397.09  | 858  | 75  |
| Neoeponides     | 0.000                    | 0.000    | 453.820   | 907.640   | 340.365   | 50  | 2411.985    | 1248.006 | 90799.504  | 3517.107  | 24494.150 | 100 | 1226.59      | 28.36  | 49.64  | 797.73  | 526  | 100 |
| Nonionella      | 119.850                  | 226.910  | 453.820   | 0.000     | 200.145   | 75  | 14.981      | 0.000    | 3630.562   | 0.000     | 911.386   | 50  | 0.00         | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 0    | 0   |
| Parasorites     | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 0.000       | 0.000    | 8.864      | 42.546    | 12.852    | 50  | 0.00         | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 0    | 0   |
| Pavonina        | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 0.000       | 0.000    | 0.000      | 0.000     | 0.000     | 0   | 0.00         | 1.77   | 0.00   | 0.00    | 0    | 25  |
| Peneroplis      | 119.850                  | 453.820  | 455.593   | 0.000     | 257.316   | 75  | 1962.547    | 1021.096 | 61719.553  | 1474.916  | 16544.528 | 100 | 485.96       | 5.32   | 86.86  | 342.14  | 230  | 100 |
| Planorbulina    | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 14.981      | 1.773    | 0.000      | 28.364    | 11.279    | 75  | 0.00         | 1.77   | 0.00   | 28.36   | 8    | 25  |
| Procerolagena   | 119.850                  | 0.000    | 1.773     | 0.000     | 30.406    | 50  | 0.000       | 0.000    | 0.000      | 0.000     | 0.000     | 0   | 0.00         | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 0    | 0   |
| Pseudohauerina  | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 0.000       | 0.000    | 7261.124   | 453.820   | 1928.736  | 50  | 119.85       | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 30   | 25  |
| Pyrgo           | 0.000                    | 0.000    | 1361.461  | 907.640   | 567.275   | 50  | 2936.330    | 113.455  | 14522.248  | 42.546    | 4403.645  | 100 | 2.81         | 0.00   | 14.18  | 56.73   | 18   | 50  |
| Quinqueloculina | 3835.206                 | 3405.425 | 37213.260 | 14976.068 | 14857.490 | 100 | 10367.041   | 3630.562 | 337668.853 | 34660.521 | 96581.744 | 100 | 3135.77      | 5.32   | 485.73 | 2189.33 | 1454 | 100 |
| Reussella       | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 0.000       | 0.000    | 0.000      | 907.640   | 226.910   | 25  | 0.00         | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 0    | 0   |
| Spirillina      | 0.000                    | 0.000    | 2269.101  | 0.000     | 567.275   | 25  | 479.401     | 0.000    | 0.000      | 453.820   | 233.305   | 50  | 359.55       | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 90   | 25  |
| Spirolina       | 239.700                  | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 59.925    | 25  | 0.000       | 0.000    | 0.000      | 0.000     | 0.000     | 0   | 0.00         | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 0    | 0   |
| Spiroloculina   | 359.551                  | 0.000    | 1361.461  | 453.820   | 543.708   | 75  | 1992.509    | 113.455  | 18152.810  | 1006.914  | 5316.422  | 100 | 242.51       | 1.77   | 28.36  | 0.00    | 68   | 75  |
| Textularia      | 119.850                  | 113.455  | 453.820   | 453.820   | 285.236   | 100 | 104.869     | 0.000    | 14522.248  | 482.184   | 3777.325  | 75  | 120.79       | 1.77   | 0.00   | 0.00    | 31   | 25  |
| Uvigerina       | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 0.000       | 0.000    | 0.000      | 0.000     | 0.000     | 0   | 119.85       | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 30   | 25  |
| Vertebralina    | 0.000                    | 0.000    | 0.000     | 0.000     | 0.000     | 0   | 14.981      | 0.000    | 0.000      | 0.000     | 3.745     | 25  | 0.00         | 0.00   | 0.00   | 0.00    | 0    | 0   |
| Wiesnerella     | 0.000                    | 0.000    | 2269.101  | 0.000     | 567.275   | 25  | 958.801     | 0.000    | 14522.248  | 1361.461  | 4210.628  | 75  | 119.85       | 0.00   | 85.09  | 198.55  | 101  | 75  |

X: Densidad promedio (ind/10 cm<sup>2</sup>), F= frecuencia de aparición (%).

**Tabla 20.** Densidad promedio y frecuencia de los géneros de foraminíferos presentes en cada una de las estaciones del sistema Aktun-Ha, Carwash.

| Sistema Aktun-Ha |             |      |      |       |     |    |             |      |      |      |     |    |             |        |      |           |         |    |
|------------------|-------------|------|------|-------|-----|----|-------------|------|------|------|-----|----|-------------|--------|------|-----------|---------|----|
| Género           | Estación E5 |      |      |       |     |    | Estación E6 |      |      |      |     |    | Estación E7 |        |      |           |         |    |
|                  | M           | R1   | R2   | R3    | X   | F  | M           | R1   | R2   | R3   | X   | F  | M           | R1     | R2   | R3        | X       | F  |
| Ammonia          | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 1.87        | 7.09   | 0.00 | 0.00      | 2.2     | 50 |
| Archaias         | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 0.00        | 1.77   | 0.00 | 453.82    | 113.9   | 50 |
| Asterigerina     | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 0.00        | 1.77   | 0.00 | 0.00      | 0.4     | 25 |
| Bolivina         | 0.00        | 0.00 | 1.77 | 37.23 | 9.8 | 50 | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 1.87        | 21.27  | 0.00 | 160198.55 | 40055.4 | 75 |
| Cibicoides       | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 0.00        | 12.41  | 0.00 | 8168.76   | 2045.3  | 50 |
| Cyclamina        | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 0.00        | 17.73  | 0.00 | 0.00      | 4.4     | 25 |
| Elphidium        | 0.00        | 0.00 | 1.77 | 0.00  | 0.4 | 25 | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 72.10       | 184.36 | 0.00 | 100304.91 | 25140.3 | 75 |
| Eponides         | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 1.87        | 1.77   | 0.00 | 0.00      | 0.9     | 50 |
| Hanzaia          | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 0.94        | 0.00   | 0.00 | 0.00      | 0.2     | 25 |
| Hoeglundina      | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 0.00        | 14.18  | 0.00 | 5445.84   | 1365.0  | 50 |
| Jadammina        | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 0.00        | 1.77   | 0.00 | 0.00      | 0.4     | 25 |
| Miliolinella     | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 1.77 | 0.00 | 0.4 | 25 | 0.00        | 0.00   | 0.00 | 0.00      | 0.0     | 0  |
| Neoponides       | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00   | 0.00 | 453.82    | 113.5   | 25 |
| Tritaxis         | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 0.00        | 3.55   | 0.00 | 453.82    | 114.3   | 50 |
| Wiesnerella      | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.0 | 0  | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  | 0.00        | 10.64  | 0.00 | 0.00      | 2.7     | 25 |

X: Densidad promedio (ind/10 cm<sup>2</sup>), F= frecuencia de aparición (%).



**Tabla 21.** Características y/o requerimientos de los géneros de foraminíferos identificados en los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash.

| Género          | Posición en el sedimento |                      |                   | Estilo de vida |       | Estrategia alimenticia            |                  |               |             |                      |               |                             |           |
|-----------------|--------------------------|----------------------|-------------------|----------------|-------|-----------------------------------|------------------|---------------|-------------|----------------------|---------------|-----------------------------|-----------|
|                 | Epifaunal                | Infaunal superficial | Infaunal profunda | Sésil          | Móvil | Herbívoros activos-<br>Forrajeros | Fitodetritivoros | Endosimbionte | Suspensivos | Detritivoros activos | Bacteriofagos | Bacteriofagos<br>carroñeros | Omnívoros |
| Ammonia         | x                        |                      |                   |                | x     |                                   |                  |               |             | x                    | x             | x                           | x         |
| Amphisorus      | x                        |                      |                   | x              |       | x                                 | x                | x             |             |                      |               |                             |           |
| Amphistegina    | x                        | x                    | x                 |                |       | x                                 |                  | x             |             | x                    |               |                             | x         |
| Archaias        | x                        |                      |                   |                | x     | x                                 |                  | x             |             | x                    | x             |                             | x         |
| Articulina      |                          | x                    |                   |                |       |                                   |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Asterigerina    | x                        |                      |                   |                | x     | x                                 |                  | x             |             | x                    | x             |                             | x         |
| Bolivina        |                          | x                    | x                 |                | x     |                                   |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Brizalina       |                          | x                    | x                 |                |       |                                   |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Bulimina        | x                        | x                    | x                 |                | x     |                                   |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Bulliminella    |                          | x                    | x                 |                |       |                                   |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Cancris         |                          | x                    | x                 |                | x     |                                   |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Cibicides       | x                        | x                    | x                 |                |       |                                   |                  |               |             | x                    |               |                             | x         |
| Clavulina       |                          | x                    | x                 |                |       |                                   |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Coscinospira    |                          | x                    |                   |                |       |                                   |                  | x             |             | x                    |               | x                           |           |
| Cyclamina       | x                        |                      |                   |                | x     |                                   |                  |               |             | x                    |               |                             |           |
| Cyclorbiculina  | x                        |                      |                   |                |       | x                                 | x                | x             |             |                      |               |                             |           |
| Cymbaloporetta  | x                        |                      |                   |                |       | x                                 | x                |               |             |                      |               |                             |           |
| Elphidium       | x                        | x                    | x                 |                | x     |                                   |                  |               |             | x                    |               |                             | x         |
| Eponides        | x                        |                      |                   |                |       | x                                 | x                |               |             |                      |               |                             |           |
| Hanzawaia       | x                        |                      |                   |                | x     | x                                 |                  |               | x           |                      |               |                             |           |
| Hoeglundina     |                          | x                    |                   |                |       |                                   |                  |               |             | x                    |               |                             |           |
| Jadammina       | x                        |                      |                   |                | x     | x                                 |                  |               |             | x                    |               |                             |           |
| Massilina       | x                        |                      |                   |                |       | x                                 |                  |               |             |                      |               |                             |           |
| Miliolina       | x                        |                      |                   |                |       |                                   |                  |               |             |                      |               |                             |           |
| Miliolinella    | x                        |                      |                   |                | x     | x                                 |                  |               |             |                      |               |                             |           |
| Neoeponides     | x                        | x                    | x                 |                |       |                                   |                  |               |             |                      |               |                             |           |
| Nonionella      | x                        |                      |                   |                |       | x                                 | x                |               |             |                      |               |                             |           |
| Parasorites     | x                        |                      |                   |                |       | x                                 | x                | x             |             |                      |               |                             |           |
| Pavonina        |                          | x                    |                   |                |       |                                   |                  |               |             | x                    |               |                             |           |
| Peneroplis      | x                        |                      |                   |                | x     | x                                 | x                | x             |             |                      |               |                             |           |
| Planorbulina    | x                        |                      |                   |                |       | x                                 | x                |               | x           |                      |               |                             |           |
| Procerolagena   | x                        |                      |                   |                |       |                                   |                  |               | x           |                      |               |                             |           |
| Pseudohauerina  |                          |                      |                   |                |       |                                   |                  |               |             |                      |               |                             |           |
| Pyrgo           | x                        | x                    |                   |                | x     | x                                 |                  |               |             | x                    |               |                             |           |
| Quinqueloculina | x                        |                      |                   |                | x     |                                   |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Reussella       |                          | x                    | x                 |                |       |                                   |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Spirillina      | x                        |                      |                   |                |       | x                                 |                  |               |             |                      |               |                             |           |
| Spirolina       |                          | x                    |                   |                |       | x                                 |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Spiroloculina   | x                        |                      |                   |                | x     | x                                 | x                |               |             |                      |               |                             |           |
| Textularia      | x                        | x                    | x                 |                | x     |                                   |                  |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Tritaxis        |                          |                      |                   |                |       |                                   |                  |               |             |                      |               |                             |           |
| Uvigerina       |                          | x                    | x                 |                | x     | x                                 | x                |               |             | x                    |               | x                           |           |
| Vertebralina    |                          |                      |                   |                | x     |                                   |                  |               |             |                      |               |                             |           |
| Wiesnerella     | x                        |                      |                   |                |       | x                                 | x                |               |             |                      |               |                             |           |

Referencias: Bock (1971); Lee *et al.* (1979); Lutze y Wefer (1980); Corliss (1988, 1991); Corliss y Chen (1988); Lee y Roger-Anderson (1991); Murray (1991); Rosoff y Corliss (1992); Hallock y Peebles (1993); Tysza (1994); Tagle y Hallock (1995); Pochon *et al.* (2001); Richardson (2001); Reolid *et al.* (2008a y 2008b) y Duncan-Baker *et al.* (2009).

**Tabla 21.**Continiación. Características y/o requerimientos de los géneros de foraminíferos identificados en los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash.

| Género          | Salinidad |        |             | Contenido de oxígeno (O <sup>2</sup> ) |         |        | Dinámica del ambiente |              | Efectos sobre la testa |            | Concentración de materia orgánica |                     |
|-----------------|-----------|--------|-------------|--|---------|--------|-----------------------|--------------|------------------------|------------|-----------------------------------|---------------------|
|                 | Estuarino | Marino | Hipersalino | Oxia                                   | Hipoxia | Anoxia | Alta energía          | Baja energía | Abrasión               | Disolución | Alta /Eutrófico                   | Baja / Oligotrófico |
| Ammonia         | x         | x      | x           |  | x       | x      |                       |              |                        |            |                                   | x                   |
| Amphisorus      |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Amphistegina    | x         | x      |             |  |         |        | x                     |              |                        | x          |                                   | x                   |
| Archaias        | x         | x      | x           |  | x       | x      | x                     | x            | x                      | x          | x                                 |                     |
| Articulina      |           | x      | x           |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Asterigerina    |           | x      |             |  |         |        | x                     |              |                        |            |                                   |                     |
| Bolivina        |           | x      |             |  | x       | x      |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Brizalina       |           | x      |             |  | x       | x      |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Bulimina        |           | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Bulliminella    |           | x      |             |  | x       | x      |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Cancris         |           | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Cibicidoides    |           | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Clavulina       |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Coscinospira    |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Cyclammia       |           | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Cyclorbiculina  |           | x      |             |  |         |        |                       |              | x                      |            |                                   |                     |
| Cymbaloporetta  |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Elphidium       | x         | x      |             |  | x       |        |                       |              |                        |            |                                   | x                   |
| Eponides        | x         | x      |             |  |         |        | x                     |              |                        |            |                                   |                     |
| Hanzawaia       |           | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Hoeglundina     |           | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Jadammina       | x         |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            | x                                 | x                   |
| Massilina       |           | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Miliolina       |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Mioliolinella   | x         | x      | x           |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Neoeponides     |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Nonionella      | x         | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Parasorites     |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Pavonina        |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Peneroplis      | x         |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Planorbulina    |           | x      |             |  |         |        | x                     |              |                        |            |                                   |                     |
| Procerolagena   |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Pseudohauerina  |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Pyrgo           |           | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Quinqueloculina |           | x      | x           |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Reussella       |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Spirillina      |           | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Spirolina       |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Spiroloculina   |           | x      | x           |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Textularia      |           | x      |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Tritaxis        |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Uvigerina       |           | x      |             | x                                      | x       | x      |                       |              |                        |            |                                   | x                   |
| Vertebralina    |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |
| Wiesnerella     |           |        |             |  |         |        |                       |              |                        |            |                                   |                     |

Referencias: Phleger (1970); Poag (1984); Lidz y Rose (1989); Loubere (1991, 1996); Hallock & Peebles (1993); Goldstein y Corliss (1994); Kitazato (1994); Almogi-Labin *et al* (1995); Bernhard *et al.* (1997); Cannariato *et al.* (1999); Buchan (2006); Javaux y Scott (2003); Osterman (2003); Berkely *et al.* (2007); Pascal *et al.* (2008); Gabriel *et al.* (2009) y Frontalini *et al.* (2011).

**Tabla 21.** Continuación. Características y/o requerimientos de los géneros de foraminíferos identificados en los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash.

| <b>Género</b>          | <b>Profundidad (m)</b> | <b>Rango geográfico</b>            |
|------------------------|------------------------|------------------------------------|
| <i>Ammonia</i>         | 0 - 80                 | Cosmopolita                        |
| <i>Amphisorus</i>      | 1 - 64                 | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Amphistegina</i>    | 0 - 132                | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Archaia</i>         | 0 - 59                 | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Articulina</i>      | 0 - 128                | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Asterigerina</i>    | 0 - 220                | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Bolivina</i>        | 2 - 2560               | Cosmopolita                        |
| <i>Brizalina</i>       |                        |                                    |
| <i>Bulimina</i>        | 0 - 3000               | Atlántico norte                    |
| <i>Bulliminella</i>    |                        | Cosmopolita                        |
| <i>Cancris</i>         | 18 - 576               | Cosmopolita                        |
| <i>Cibicides</i>       | 0 - 764                | Atlántico                          |
| <i>Clavulina</i>       | 1 - 3                  | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Coccospira</i>      | 1 - 64                 | Cosmopolita                        |
| <i>Cyclammina</i>      |                        | Cosmopolita                        |
| <i>Cyclorbiculina</i>  | 0 - 20                 | Atlántico                          |
| <i>Cymbaloporetta</i>  | 0 - 847                | Cosmopolita                        |
| <i>Elphidium</i>       | 0 - 152                | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Eponides</i>        | 1 - 183                | Cosmopolita                        |
| <i>Hanzawaia</i>       | 1 - 372                | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Hoeglundina</i>     | 36 - 3632              | Cosmopolita                        |
| <i>Jadammina</i>       | 0 - 2                  | Cosmopolita                        |
| <i>Massilina</i>       | 0 - 110                | Cosmopolita                        |
| <i>Miliolina</i>       |                        |                                    |
| <i>Mioliolinella</i>   | 0 - 2125               | Florida-Bahamas<br>Cosmopolita     |
| <i>Neoeponides</i>     | 0 - 375                | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Nonionella</i>      | 0 - 966                | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Parasorites</i>     | 0 - 85                 | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Pavonina</i>        |                        | Atlántico                          |
| <i>Peneroplis</i>      | 0 - 110                | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Planorbulina</i>    | 1 - 192                | Cosmopolita                        |
| <i>Procerolagena</i>   | 58 - 1326              | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Pseudohauerina</i>  | 9 - 27                 | Cosmopolita                        |
| <i>Pyrgo</i>           | 0 - 3700               | Cosmopolita                        |
| <i>Quinqueloculina</i> | 0 - 2019               | Cosmopolita                        |
| <i>Reussella</i>       | 1 - 349                | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Spirillina</i>      | 0 - 1481               | Cosmopolita                        |
| <i>Spirolina</i>       |                        | Caribe, Atlántico                  |
| <i>Spiroloculina</i>   | 0 - 324                | Cosmopolita                        |
| <i>Textularia</i>      | 0 - 143                | Cosmopolita                        |
| <i>Tritaxis</i>        |                        | Golfo de México, Caribe, Atlántico |
| <i>Uvigerina</i>       | 10 - 3164              | Cosmopolita                        |
| <i>Vertebralina</i>    | 0 - 493                | Atlántico                          |
| <i>Wiesnerella</i>     | 2 - 238                | Cosmopolita                        |

Referencias: Crouch y Poag (1979); Miranda y Parada-Ruffinati (1987); Javaux y Scott (2003); Gischler y Moder (2009); Sen Gupta (2009) y Schultz y Gischler (2010).

## Nemátodos

**Tabla 22.** Densidad promedio y frecuencia de los géneros de nemátodos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

| Género            | Sistema Nohoch Nah Chich |        |       |        |        |     |             |        |        |        |        |     |              |      |       |      |      |     |
|-------------------|--------------------------|--------|-------|--------|--------|-----|-------------|--------|--------|--------|--------|-----|--------------|------|-------|------|------|-----|
|                   | Estación E8              |        |       |        |        |     | Estación E9 |        |        |        |        |     | Estación E10 |      |       |      |      |     |
|                   | M                        | R1     | R2    | R3     | X      | F   | M           | R1     | R2     | R3     | X      | F   | M            | R1   | R2    | R3   | X    | F   |
| Aulolaimus        | 1.873                    | 1.773  | 0.000 | 1.773  | 1365   | 75  | 0.936       | 1.773  | 0.000  | 0.000  | 0.677  | 50  | 6.55         | 0.00 | 0.00  | 0.00 | 16   | 25  |
| Anoplostoma       | 0.000                    | 0.000  | 0.000 | 0.000  | 0.000  | 0   | 0.936       | 1.773  | 0.000  | 0.000  | 0.677  | 50  | 14.98        | 1.77 | 1.77  | 7.09 | 6.4  | 100 |
| Anticomia         | 0.000                    | 0.000  | 0.000 | 0.000  | 0.000  | 0   | 2.809       | 0.000  | 10.636 | 0.000  | 3.361  | 50  | 21.54        | 0.00 | 14.18 | 0.00 | 8.9  | 50  |
| Camacolaimus      | 12.172                   | 0.000  | 0.000 | 0.000  | 3.043  | 25  | 0.000       | 1.773  | 0.000  | 0.000  | 0.443  | 25  | 2.81         | 0.00 | 0.00  | 0.00 | 0.7  | 25  |
| Chromadora        | 0.000                    | 0.000  | 0.000 | 0.000  | 0.000  | 0   | 1.873       | 14.182 | 7.091  | 0.000  | 5.786  | 75  | 0.00         | 0.00 | 0.00  | 0.00 | 0.0  | 0   |
| Desmodora         | 0.000                    | 17.727 | 0.000 | 5.318  | 5.761  | 50  | 0.000       | 0.000  | 0.000  | 0.000  | 0.000  | 0   | 2.81         | 0.00 | 0.00  | 0.00 | 0.7  | 25  |
| Gnoxyala          | 0.000                    | 7.091  | 0.000 | 0.000  | 1.773  | 25  | 7.491       | 3.545  | 8.864  | 3.545  | 5.861  | 100 | 11.24        | 0.00 | 5.32  | 0.00 | 4.1  | 50  |
| Haliplectus       | 2.809                    | 0.000  | 0.000 | 0.000  | 0.702  | 25  | 3.745       | 0.000  | 1.773  | 0.000  | 1.380  | 50  | 4.68         | 0.00 | 0.00  | 0.00 | 1.2  | 25  |
| Longicyatholaimus | 0.936                    | 12.409 | 0.000 | 7.091  | 5.109  | 75  | 11.236      | 3.545  | 24.818 | 0.000  | 9.900  | 75  | 11.24        | 0.00 | 7.09  | 1.77 | 5.0  | 75  |
| Linhomoeus        | 0.000                    | 0.000  | 0.000 | 3.545  | 0.886  | 25  | 27.154      | 17.727 | 21.273 | 3.545  | 17.425 | 100 | 24.34        | 0.00 | 21.27 | 1.77 | 11.8 | 75  |
| Metachromadora    | 0.000                    | 0.000  | 0.000 | 0.000  | 0.000  | 0   | 9.363       | 0.000  | 12.409 | 0.000  | 5.443  | 50  | 0.00         | 0.00 | 1.77  | 0.00 | 0.4  | 25  |
| Metalinhomoeus    | 6.554                    | 7.091  | 0.000 | 8.864  | 5.627  | 75  | 37.453      | 40.773 | 31.909 | 19.500 | 32.409 | 100 | 16.85        | 5.32 | 26.59 | 3.55 | 13.1 | 100 |
| Meyersia          | 0.000                    | 0.000  | 0.000 | 0.000  | 0.000  | 0   | 0.936       | 0.000  | 0.000  | 0.000  | 0.234  | 25  | 0.00         | 0.00 | 1.77  | 0.00 | 0.4  | 25  |
| Paradesmodora     | 3.745                    | 5.318  | 0.000 | 14.182 | 5.811  | 75  | 8.427       | 10.636 | 12.409 | 1.773  | 8.311  | 100 | 1.87         | 0.00 | 0.00  | 0.00 | 0.5  | 25  |
| Paralinhomoeus    | 0.000                    | 0.000  | 0.000 | 0.000  | 0.000  | 0   | 35.581      | 40.773 | 30.137 | 3.545  | 27.509 | 100 | 3.75         | 5.32 | 5.32  | 1.77 | 4.0  | 100 |
| Pomponema         | 0.000                    | 0.000  | 0.000 | 0.000  | 0.000  | 0   | 3.745       | 0.000  | 0.000  | 0.000  | 0.936  | 25  | 0.00         | 0.00 | 0.00  | 0.00 | 0.0  | 0   |
| Sabateria         | 0.000                    | 0.000  | 0.000 | 0.000  | 0.000  | 0   | 0.000       | 10.636 | 3.545  | 0.000  | 3.545  | 50  | 0.94         | 0.00 | 0.00  | 0.00 | 0.2  | 25  |
| Sigmophoranema    | 0.936                    | 1.773  | 0.000 | 0.000  | 0.677  | 50  | 0.000       | 0.000  | 0.000  | 0.000  | 0.000  | 0   | 2.81         | 0.00 | 0.00  | 0.00 | 0.7  | 25  |
| Terschellingia    | 9.363                    | 14.182 | 5.318 | 23.046 | 12.977 | 100 | 22.472      | 26.591 | 28.364 | 21.273 | 24.675 | 100 | 28.09        | 0.00 | 24.82 | 3.55 | 14.1 | 75  |
| Viscosia          | 3.745                    | 1.773  | 0.000 | 1.773  | 1.823  | 75  | 15.918      | 24.818 | 14.182 | 3.545  | 14.616 | 100 | 0.00         | 1.77 | 21.27 | 3.55 | 6.6  | 75  |

X: Densidad promedio (ind/10 cm<sup>2</sup>), F= frecuencia de aparición (%).

**Tabla 23.** Densidad promedio y frecuencia de los géneros de nemátodos presentes en cada una de las estaciones del sistema Aktun-Ha, Carwash.

| Género        | Sistema Aktun-Ha |      |      |      |     |    |             |      |      |      |     |   |             |      |      |      |     |   |
|---------------|------------------|------|------|------|-----|----|-------------|------|------|------|-----|---|-------------|------|------|------|-----|---|
|               | Estación E5      |      |      |      |     |    | Estación E6 |      |      |      |     |   | Estación E7 |      |      |      |     |   |
|               | M                | R1   | R2   | R3   | X   | F  | M           | R1   | R2   | R3   | X   | F | M           | R1   | R2   | R3   | X   | F |
| Daptonema     | 0.00             | 0.00 | 0.00 | 3.55 | 0.9 | 25 | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0 | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0 |
| Paradesmodora | 0.00             | 0.00 | 0.00 | 1.77 | 0.4 | 25 | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0 | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0 |

X: Densidad promedio (ind/10 cm<sup>2</sup>), F= frecuencia de aparición (%).

**Tabla 24.** Características y/o requerimientos de los géneros de nemátodos identificados en los sistemas Nohoch Nah Chich, Casa Cenote y Aktun-Ha, Carwash.

| Género            | Estrategia alimenticia        |                                  |                  |                              | Salinidad |        |             | Contenido de oxígeno |          |         | Dinámica del ambiente |              | Rango geográfico                    |
|-------------------|-------------------------------|----------------------------------|------------------|------------------------------|-----------|--------|-------------|----------------------|----------|---------|-----------------------|--------------|-------------------------------------|
|                   | 1A<br>Detritívoros selectivos | 1B<br>Detritívoros no selectivos | 2A<br>Herbívoros | 2B<br>Omnívoros y predadores | Estuarino | Marino | Hipersalino | Óxico                | Hipóxico | Anóxico | Alta energía          | Baja energía | Rango geográfico                    |
| Aulolaimus        | X                             |                                  |                  |                              |           |        |             |                      |          |         |                       |              |                                     |
| Anoplostoma       |                               | X                                |                  |                              | X         |        |             |                      |          |         |                       |              | Golfo de México                     |
| Anticoma          | X                             |                                  |                  |                              |           |        |             |                      |          |         |                       | X            | Atlántico                           |
| Camacolaimus      |                               |                                  | X                |                              |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Sonda de Campeche                   |
| Crhromadora       |                               |                                  | X                |                              |           |        | X           |                      |          |         |                       |              | Cosmopolita                         |
| Daptonema         |                               | X                                |                  |                              | X         |        |             |                      | X        | X       |                       |              |                                     |
| Desmodora         |                               |                                  | X                |                              |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Golfo de México y Caribe            |
| Gnoxyala          |                               | X                                |                  | X                            |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Sonda de Campeche                   |
| Haliplectus       |                               | X                                |                  |                              |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Cosmopolita                         |
| Longicyatholaimus |                               |                                  | X                |                              | X         |        |             |                      |          |         |                       |              | Cosmopolita                         |
| Linhomoeus        |                               |                                  | X                |                              |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Golfo de México                     |
| Metachromadora    |                               |                                  | X                | X                            |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Golfo de México, Caribe, Atlántico  |
| Metalinhomoeus    |                               | X                                |                  |                              |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Cosmopolita                         |
| Meyersia          |                               |                                  |                  | X                            |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Golfo de México, Caribe y Atlántico |
| Odontophora       |                               | X                                |                  |                              |           | X      |             |                      |          |         |                       |              | Golfo de México y Caribe            |
| Paradesmodora     |                               |                                  |                  |                              |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Golfo de México y Caribe            |
| Paralinhomoeus    |                               | X                                |                  |                              |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Sonda de Campeche                   |
| Pomponema         |                               |                                  | X                |                              |           |        |             |                      |          |         |                       |              | Golfo de México y Caribe            |
| Sabateria         |                               | X                                |                  |                              | X         |        |             |                      | X        | X       |                       | X            | Cosmopolita                         |
| Sigmophoranema    |                               |                                  | X                |                              |           |        |             |                      |          |         |                       | X            |                                     |
| Terschellingia    | X                             | X                                |                  |                              | X         |        |             |                      |          |         |                       |              | Cosmopolita                         |
| Viscosia          |                               |                                  |                  | X                            |           |        |             |                      |          |         | X                     | X            | Golfo de México, Caribe y Atlántico |

Referencias: Lamshead (1986); Jensen (1987); Yeates *et al.* (1993); Boyd *et al.* (2000); De Jesus Navarrete y Herrera Gómez (2002); Kapusta *et al.* (2006); Adao *et al.* (2009); Boeckner *et al.* (2009) y Felder y Camp (2009).

## Anfípodos

**Tabla 25.** Densidad promedio y frecuencia de los géneros de anfípodos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

| Género         | Sistema Nohoch Nah Chich |       |       |       |       |   |             |       |       |       |       |   |              |       |       |       |      |     |
|----------------|--------------------------|-------|-------|-------|-------|---|-------------|-------|-------|-------|-------|---|--------------|-------|-------|-------|------|-----|
|                | Estación E8              |       |       |       |       |   | Estación E9 |       |       |       |       |   | Estación E10 |       |       |       |      |     |
|                | M                        | R1    | R2    | R3    | X     | F | M           | R1    | R2    | R3    | X     | F | M            | R1    | R2    | R3    | X    | F   |
| Cerapus        | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0 | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0 | 169.48       | 93.95 | 8.86  | 12.41 | 7.12 | 100 |
| Grandidierella | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0 | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0 | 0.94         | 28.36 | 26.59 | 7.09  | 15.7 | 100 |

X: Densidad promedio (ind/10 cm<sup>2</sup>), F= frecuencia de aparición (%).

## Copépodos

**Tabla 26.** Densidad promedio y frecuencia de los géneros de copépodos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

| Género             | Sistema Nohoch Nah Chich |       |       |       |       |    |             |       |       |       |       |    |              |      |      |      |     |    |
|--------------------|--------------------------|-------|-------|-------|-------|----|-------------|-------|-------|-------|-------|----|--------------|------|------|------|-----|----|
|                    | Estación E8              |       |       |       |       |    | Estación E9 |       |       |       |       |    | Estación E10 |      |      |      |     |    |
|                    | M                        | R1    | R2    | R3    | X     | F  | M           | R1    | R2    | R3    | X     | F  | M            | R1   | R2   | R3   | X   | F  |
| Afrolaphonte       | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.00         | 5.32 | 0.00 | 0.00 | 1.3 | 25 |
| Amphiascoides      | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.00         | 1.77 | 1.77 | 0.00 | 0.9 | 50 |
| Bulbampiascus      | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.00         | 0.00 | 3.55 | 0.00 | 0.9 | 25 |
| Cletodes           | 1.873                    | 1.773 | 0.000 | 1.773 | 1.355 | 75 | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.00         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  |
| Ectinosoma         | 0.000                    | 1.773 | 0.000 | 0.000 | 0.443 | 25 | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.00         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  |
| Erhydrosoma        | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 4.68         | 0.00 | 3.55 | 0.00 | 2.1 | 50 |
| Kristensenia       | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.94         | 0.00 | 1.77 | 0.00 | 0.7 | 50 |
| Laophontella       | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.00         | 1.77 | 0.00 | 0.00 | 0.4 | 25 |
| Nitocra            | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 1.87         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.5 | 25 |
| Paramphiascella    | 0.000                    | 1.773 | 0.000 | 0.000 | 0.443 | 25 | 1.873       | 0.000 | 0.000 | 1.773 | 0.911 | 50 | 1.87         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.5 | 25 |
| Phyllopopdopsyllus | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.00         | 1.77 | 0.00 | 0.00 | 0.4 | 25 |
| Quinquelaphonte    | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 20.60        | 5.32 | 1.77 | 0.00 | 6.9 | 75 |
| Robertsonia        | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.00         | 0.00 | 3.55 | 0.00 | 0.9 | 25 |
| Schizopera         | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 2.81         | 3.55 | 7.09 | 0.00 | 3.4 | 75 |
| Scotolana          | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.94         | 1.77 | 5.32 | 0.00 | 2.0 | 75 |
| Tisbintra          | 0.000                    | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.00         | 1.77 | 0.00 | 0.00 | 0.4 | 25 |
| Typhlamphiascus    | 0.000                    | 1.773 | 0.000 | 1.773 | 0.886 | 50 | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.00         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0  |

X: Densidad promedio (ind/10 cm<sup>2</sup>), F= frecuencia de aparición (%).

**Tabla 27.** Densidad promedio y frecuencia de los géneros de copépodos presentes en cada una de las estaciones del sistema Aktun-Ha, Carwash.

| Sistema Aktun-Ha |             |      |      |      |     |   |             |      |      |      |     |   |             |      |      |      |     |    |
|------------------|-------------|------|------|------|-----|---|-------------|------|------|------|-----|---|-------------|------|------|------|-----|----|
| Género           | Estación E5 |      |      |      |     |   | Estación E6 |      |      |      |     |   | Estación E7 |      |      |      |     |    |
|                  | M           | R1   | R2   | R3   | X   | F | M           | R1   | R2   | R3   | X   | F | M           | R1   | R2   | R3   | X   | F  |
| Calanus          | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0 | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0 | 0.00        | 0.00 | 0.00 | 1.77 | 0.4 | 25 |

X: Densidad promedio (ind/10 cm<sup>2</sup>), F= frecuencia de aparición (%).

## Oligoquetos

**Tabla 28.** Oligoquetos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

| Sistema Nohoch Nah Chich |             |        |        |       |       |    |             |       |       |       |       |    |              |      |      |       |      |    |
|--------------------------|-------------|--------|--------|-------|-------|----|-------------|-------|-------|-------|-------|----|--------------|------|------|-------|------|----|
| U.T.O.'s                 | Estación E8 |        |        |       |       |    | Estación E9 |       |       |       |       |    | Estación E10 |      |      |       |      |    |
|                          | M           | R1     | R2     | R3    | X     | F  | M           | R1    | R2    | R3    | X     | F  | M            | R1   | R2   | R3    | X    | F  |
| A                        | 0.000       | 10.636 | 12.409 | 8.864 | 7.977 | 75 | 1.873       | 0.000 | 5.318 | 0.000 | 1.798 | 50 | 33.71        | 0.00 | 5.32 | 14.18 | 13.3 | 75 |
| B                        | 0.000       | 0.000  | 0.000  | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 4.68         | 0.00 | 0.00 | 1.77  | 16   | 50 |
| C                        | 0.000       | 0.000  | 0.000  | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 4.68         | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 12   | 25 |
| D                        | 0.000       | 0.000  | 0.000  | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.94         | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.2  | 25 |
| E                        | 0.000       | 0.000  | 0.000  | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.94         | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.2  | 25 |

X: Densidad promedio (ind/10 cm<sup>2</sup>), F= frecuencia de aparición (%).

## Poliquetos

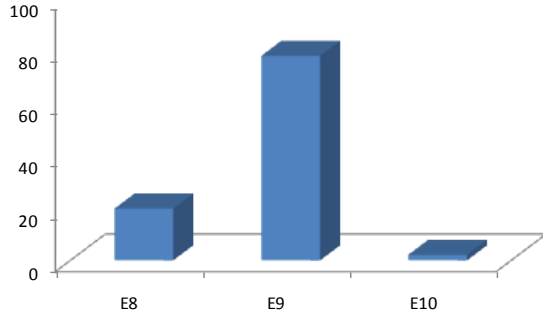
**Tabla 29.** Géneros de poliquetos presentes en cada una de las estaciones del sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

| Sistema Nohoch Nah Chich |             |       |       |       |       |    |             |       |       |       |       |     |              |      |      |      |     |     |
|--------------------------|-------------|-------|-------|-------|-------|----|-------------|-------|-------|-------|-------|-----|--------------|------|------|------|-----|-----|
| Género                   | Estación E8 |       |       |       |       |    | Estación E9 |       |       |       |       |     | Estación E10 |      |      |      |     |     |
|                          | M           | R1    | R2    | R3    | X     | F  | M           | R1    | R2    | R3    | X     | F   | M            | R1   | R2   | R3   | X   | F   |
| Syllidae                 | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0   | 0.00         | 0.00 | 1.77 | 0.00 | 0.4 | 25  |
| Nereidae                 | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 1.873       | 1.773 | 0.000 | 0.000 | 0.911 | 50  | 0.00         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0   |
| Capitellidae             | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.936       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.234 | 25  | 0.00         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0   |
| Ampharetidae             | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0   | 0.00         | 0.00 | 1.77 | 0.00 | 0.4 | 25  |
| Sabellidae               | 0.000       | 1.773 | 0.000 | 0.000 | 0.443 | 25 | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0   | 0.00         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0   |
| Ampharete                | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0   | 0.00         | 0.00 | 1.77 | 0.00 | 0.4 | 25  |
| Boccardiella             | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.936       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.234 | 25  | 0.00         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.0 | 0   |
| Brania                   | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0   | 0.94         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.2 | 25  |
| Capitella                | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 6.554       | 1.773 | 5.318 | 5.318 | 4.741 | 100 | 4.68         | 1.77 | 8.86 | 5.32 | 5.2 | 100 |
| Dipolydora               | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0  | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0   | 0.00         | 0.00 | 0.00 | 1.77 | 0.4 | 25  |
| Erinaceusyllis           | 0.000       | 0.000 | 1.773 | 0.000 | 0.443 | 25 | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0   | 0.00         | 0.00 | 1.77 | 0.00 | 0.4 | 25  |
| Salvatoria               | 0.000       | 3.545 | 0.000 | 0.000 | 0.886 | 25 | 0.000       | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0   | 0.94         | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.2 | 25  |

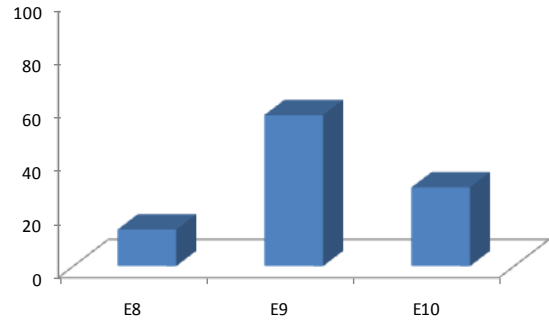
X: Densidad promedio (ind/60ml), F= frecuencia de aparición (%).

**Figuras 27.** Comparativo porcentual de las densidades entre grupos de las diferentes estaciones en el sistema Nohoch Nah Chich, Casa Cenote.

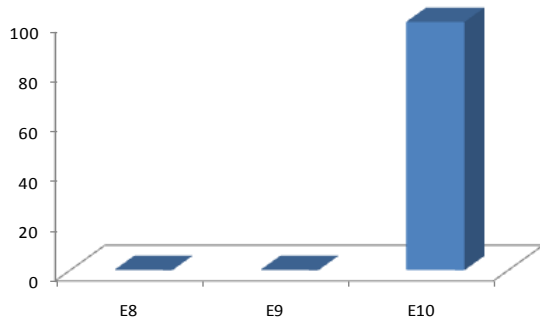
a) Foraminíferos



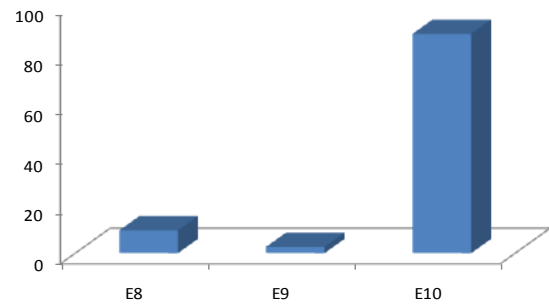
b) Nemátodos



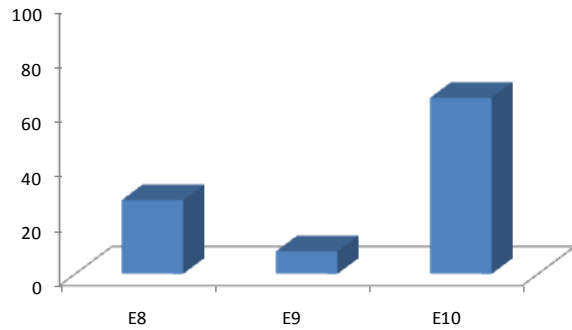
c) Anfípodos



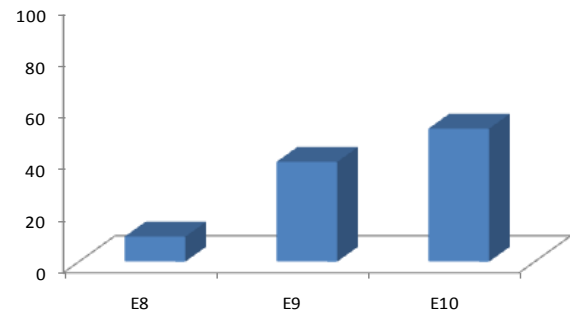
d) Copépodos



e) Oligoquetos



f) Poliquetos





## Literatura citada

- Adao, H., Alves, A. S. Patricio, J., Magalhaes Neto, J., Costa, M. J. y Marques, J. C. 2009. Spatial distribution of subtidal Nematoda communities along the salinity gradient in southern European estuaries. *Acta Oecologica*, 35:287-300.
- Alcocer, J., Lugo, A., Marín L. E. y Escobar, E. 1998. Hydrochemistry of waters from five cenotes and evaluation of their suitability from drinking-water supplies, northeastern Yucatan, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 6:293-301.
- Alcocer, J. Lugo, A., Sánchez, M. R. y Escobar, E. 1999. Bacterioplankton from cenotes and anchialine caves of Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 47(1):19-25.
- Almogi-Labin, A., Siman-Tova, S., Rosenfeld, A. y Debar, E. 1995. Occurrence and distribution of the foraminifera *Ammonia beccarii tepida* (Cushman) in water bodies. Recent and Quaternary, of the Dead Sea Rift, Israel. *Marine Micropaleontology*, 26:153-159.
- Álvarez-Cadena, J. N., Suárez-Morales, E. y Gasca, R. 1998. Copepod assemblages from a reef-related environment in the Mexican Caribbean Sea. *Crustaceana*, 71(4):411-433.
- Arenillas, I. 2002. Foraminíferos: biología, organización de la concha y clasificación. En: Molina, E. (Ed.). *Micropaleontología*. Pressas Universitarias Zaragoza. España. 634pp.
- Armstrong, H. A. y Brasier, M. D. 2005. *Microfossils*. Blackwell Publishing. Australia. 259pp.
- Armynot du Chatelet, E., Bout-Roumazielles, V., Riboulleau, A. y Trentesaux, A. 2009. Sediment (grain size and clay mineralogy) and organic matter quality control on living benthic foraminifera. *Revue de micropaleontology*, 52:75-84.
- Atrill, M. J. y Depledge, H. M. 1996. Community and population indicators of ecosystem health: targeting links between levels of biological organization. *Aquatic Toxicology*, 38:183-197
- Austen, M. C. y Warwick, R. M. 1989. The specificity of meiobenthic community response to different pollutants: result from microcosm experiments. *Marine Pollution Bulletin*, 28:557-563.
- Back, W., y Hanshaw, B. B. 1978. Hydrogeochemistry of the Northern Yucatan Peninsula, with a section on Mayan water practices. *Field Seminar water and carbonate rocks of the Yucatan Peninsula, Mexico*. New Orleans Geological Society. USA. 80pp.
- Back, W., Hanshaw, B. B., Herman, J. S. y Van Driel J. N. 1986. Different dissolution of a Pleistocene reef in the groundwater mixing zone of coastal Yucatan, Mexico. *Geology*, 14:137-140.
- Back, W. y Lesser J. M. 1981. Chemical constraints of groundwater management in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Hydrology*, 51:119-130.
- Baguley, J. G., Montagna, P. A., Hyde, L. J., Kalke, R. D. y Rowe, G. T. 2006. Metazoan meiofauna abundance in relation to environmental variables in the northern Gulf of Mexico deep sea. *Deep Sea Research I*, 53:1344-1362.
- Bakus, G. J. 2007. *Quantitative analysis of marine biological communities: field biology and environment*. Wiley-Interscience. USA. 435pp.
- Barr, T. C. Jr. 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evolutionary Biology*, 2:35-102.
- Bé, A. W. H. 1959. Ecology of recent planktonic foraminifera: Part I. Areal distribution in the western North Atlantic. *Micropaleontology*, 5(1):77-100.
- Beddows, P. A. 2004. Groundwater hydrology of a coastal conduit carbonate aquifer: Caribbean coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Ph.D. Thesis*. School of Geographical Sciences. University of Bristol. U.K. 194pp.
- Beddows, P. A. y Hendrickson M. R. 2007. When the survey is not enough: temperature, salinity, and dye tracing reveal flow paths. *National cave and Karts Management Symposium*. 75pp.
- Beddows, P. A., Smart, P. L., Whitaker, F. F. y Smith, S. L. 2007. Decoupled fresh-saline groundwater circulation of a coastal carbonate aquifer: Spatial patterns of temperature and specific electrical conductivity. *Journal of Hydrology*, 346:18-32.
- Berkeley, A., Perry, C. T., Smither, S. G., Horton, B. P. y Taylor, K. G. 2007. A review of the ecological and taphonomic controls on foraminiferal assemblage development in intertidal environments. *Earth Science Reviews*, 83:205-230.
- Bernhard, J. M. 1986. Characteristic assemblages and morphologies of benthic foraminifera from anoxic, organic-rich deposits: Jurassic through Holocene. *Journal of Foraminiferal Research*, 16(3):207-215.
- Bernhard, J. M., Sen Gupta, B. K. y Borne, P. F. 1997. Benthic foraminiferal proxy to estimate dysoxic bottom-water oxygen concentrations: Santa Barbara Basin, U.S. Pacific continental margin. *Journal of Foraminiferal Research*, 27(4):301-310.
- Bernhard, J. M., Sen Gupta, B. K. y Baguley, J. G. 2008. Benthic foraminifera living in Gulf of México bathyal and abyssal sediments: Community analysis and comparison to metazoan meiofaunal biomass and density. *Deep-Sea Research II*, 55:2617-2626.
- Beukerna, J. J. 1976. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal Sea Research*, 10: 236-261.

- Bishop, R. E., Kakuk, B. y Torres, J. J. 2004. Life in the hypoxic and anoxic zones: metabolism and proximate composition of Caribbean troglobitic crustaceans with observations on the water chemistry of two anchialine caves. *Journal of Crustacean Biology*, 24(3):379-392.
- Bock, W.D. 1971. A handbook of benthonic foraminifera of Florida Bay and adjacent waters, Miami Geological Society. Memories 1. En: Jones, J.I. y Bock, W.D. (Eds.). *A Symposium of Recent South Florida Foraminifera*. 72pp.
- Boeckner, M. J., Sharma, J. y Proctor, H. C. 2009. Revisiting the meiofauna paradox: dispersal and colonization of nematodes and other meiofaunal organism in low and high energy environments. *Hydrobiologia*, 624:91-106.
- Boltovskoy, E. 1965. *Los foraminíferos recientes, biología, métodos de estudio, aplicación oceanográfica*. EUDEBA. Argentina. 510pp.
- Botello, A. y Álvarez F. 2010. Genetic variation in the stygobitic shrimp *Creaseria morleyi* (Decapoda: Palaemonidae), evidence of bottlenecks and re-invasions in the Yucatan Peninsula. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(2):315-325.
- Botosaneanu, L. y Iliffe T. M. 2000. Two new stygobitic species of Cirrolaniade (Isopoda) from deep cenotes in Yucatan. *Bulletin del Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 70:149-161.
- Boxshall, G. A. y Halsey, S. H. 2004. *An introduction to copepod diversity*. The Ray Society. U.K. . 966 pp.
- Boyd, S. E., Rees, H. L. y Richardson, C. A. 2000. Nematodes as sensitive indicators of change at dredged material disposal sites. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51:805-819.
- Bradford, J. M. y Jillett, J. B. 1974. A revision of generic definitions in the Calanidae (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana*, 27(1):5-16.
- Bradshaw, J. S. 1959. Laboratory experiments on the ecology of foraminifera. Cushman Found. *Foraminiferal Research Contribution*, 12:87-106.
- Brinkhurst, R. O., Boltt, R. E., Johnson, M. G. y Mozley, S. 1974. *The benthos of lakes*. Macmillan. U.K. 190pp.
- Brinkhurst, R. O. y Gelder, S. R. 2001. Annelida: Oligochaeta including Branchiobdellidae. En: Thorp, J. H. y Covich, A. P. (Eds.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press. USA. 431-464p.
- Brusca, R. C., and G. J. Brusca. 2005. *Invertebrates*. Sinauer Associates. USA. 485pp.
- Buchan, O. C. 2006. Relationship between large benthic foraminifera and their seagrass habitats, San Salvador, Bahamas. *Master Thesis*. Auburn University. USA. 209pp.
- Campbell, R. C. 1989. *Statistics for biologist*. 3<sup>rd</sup>. Cambridge University Press. USA. 445pp.
- Cannariato, K. G., Kennett, J. P. y Behl, R. J. 1999. Biotic response to late Quaternary rapid climate switches in Santa Barbara Basin: Ecological and evolutionary implications. *Geology*, 27(1):63-66.
- Carman, K.R. y Fry, B. 2002. Small-sample methods for  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$  analysis of the diets of marsh meiofaunal species using natural-abundance and tracer-addition isotope techniques. *Marine Ecology Progress Series*, 240:85-92.
- Cervantes-Martínez, A., Elías-Gutiérrez, M. y Suárez-Morales E. 2002. Limnological and morphometrical data of eight karstic systems "cenotes" of the Yucatan Peninsula, México, during the dry season (February-May, 2001). *Hydrobiologia*, 482:167-177.
- Cervantes-Martínez, A., Elías-Gutiérrez, M., Gutiérrez-Aguirre, M. A. y Kotov, A. A. 2005. Ecological remarks on *Mastigodiptomus nesus* Bowman, 1986 (Copepoda: Calanoida) in Mexican karstic sinkhole. *Hydrobiologia*, 542:95-102.
- Chapman, M.G., 1998. Relationships between spatial patterns of benthic assemblages in a mangrove forest using different levels of taxonomic resolution. *Marine Ecology Progress Series*, 162:71-78.
- Chitwood. 1938. Some nematodes from the caves of Yucatan. *Carnegie Institution of Washington Publications*.
- Chitwood, B. G. y Chitwood, M. B. (Eds.). 1977. *Introduction to nematology*. University Park Press. USA. 334pp.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18:117-143.
- Clarke, K. R. y Ainsworth. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 92:205-219.
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. 1994. *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory (PML). U.K. . 144 pp.
- Clarke, K. R. y Warwick, R.M. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series*, 216:265-278.
- Coineau, N. 2000. Adaptations to interstitial groundwater life. En: Wilkens, H., Culver, D. y Humphreys W. F. (Eds.). *Subterranean ecosystems. Ecosystems of the World 30*. Elsevier Science Amsterdam. 781pp.
- Corliss, B. H. 1985. Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. *Nature*, 314: 435-438.
- Corliss, B. H. 1991. Morphology and microhabitat preferences of benthic foraminifera from the northwest Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology*, 17:195-236.

- Corliss, B. H. y Chen, C. 1988. Morphotype patterns of Norwegian Sea deep-sea benthic foraminifera and ecological implications. *Geology*, 16:716-719.
- Corliss, B. H. y Emerson, S. 1990. Distribution of Rose Bengal stained benthic foraminifera from the Nova Scotia continental margin and Gulf of Maine. *Deep-Sea Research*, 37: 381-400.
- Coull, B. C. 1970. Shallow water meiobenthos of the Bermuda Platform. *Oecologia*, 4:325-357.
- Coull, B. C. 1988. The ecology of the marine meiofauna. En: Higgins, R. P. y Thiel H. (Eds.). 1988. *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press. 488pp.
- Coull, B. C. 1999. Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Australian Journal of Ecology*, 24(4):327-343.
- Coull, B. C. y Bell, S.S. 1979. Perspectives of marine meiofaunal ecology. En: Livingston, R.J. (Ed.). *Ecological processes in coastal and marine systems*. Plenum Press, USA. 189-216p.
- Creaser, E. P. 1936. Crustacean from Yucatan. En: Pearse, A. S., Creaser, E. P. y Hall, H. G. 1936. The cenotes of Yucatan. A zoological and hydrographic survey. *Carnegie Institution of Washington Publications Carnegie Institution of Washington Publications*, 457:117-132.
- Creaser, E. P. 1938. Larger cave Crustacea of Yucatan Peninsula. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 491:159-164.
- Crouch, R. W. y Poag, C. W. 1979. *Amphistegina gibbosa* D' Orbingy from the California borderlands: the Caribbean connection. *Journal of Foraminiferal Research*, 9(2):85-105.
- Cruz-Ábrego, F. M., Hernández-Álcantara, P. y Solís-Weiss, V. 1994. Estudio de la fauna de poliquetos (Annelida) y moluscos (Gastropoda y Bivaldia) asociada con ambientes de pastos marinos (*Thalassia testudinum*) y manglares (*Rhizophora mangle*) en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. UNAM.
- Culver, D. C. 1982. *Cave Life*. Harvard University Press, Cambridge, USA. 189 pp.
- Culver, D. C. 1994. Species Interactions. En: Gilbert, J., D. L. Danielopol y J. A. Stanford (Eds.). *Groudwater ecology*. Academic Press. USA. 571pp.
- Culver, S. J. 1990. Benthic foraminifera of Puerto Rican mangrove-lagoon systems; potential for paleoenvironmental interpretations. *PALAIOS*, 5:34-51
- Culver, S. J. y Buzas, M. A. 1982. *Distribution of recent benthic foraminifera in Caribbean región*. Smithsonian contributions to the Marine Science. 390pp.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 41(4):351-389.
- Dean, H. K. 2001. Capitellidae (Annelida: Polychaeta) from the Pacific Coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49(2):69-84.
- Debenay, J. P., Tsakiridis, E., Souldard, R. y Gossel, H. 2001. Factors determining the distribution of foraminiferal assemblages in Port Joinville Harbor (Ile d'Yeu, France): the influence of pollution. *Marine Micropaleontology*, 43(1-2):75-118.
- De Jesús-Navarrete y Góngora-Pech, Z. V. 2009. Distribución y abundancia de los nemátodos en el gradiente salino río Hondo - Bacalar Chico. En: Espinoza Ávalos, J., Islebe, G. A. y Hernández Arana, H. A. (Eds.). *El sistema ecológico de la bahía de Chetumal / Corozal: costa occidental del Mar Caribe*. ECOSUR. México. 252pp.
- De Jesús-Navarrete, A. y Herrera-Gómez, J. 2002. Vertical distribution and feeding types of nematodes from Chetumal Bay, Quintana Roo, México. *Estuaries*, 25(6A):1131-1137.
- De León-González, J. A., Bastida-Zavala, J.R., Carrera-Parra, L. F., García-Garza, M. E., Peña-Rivera, A., Salazar-Vallejo, S. I., y Solís-Weiss, V. (Eds.). 2009. *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. 737pp.
- Díaz, R. J. 1992. Ecosystem assessments using estuarine and marine benthic community structure. En: Burton, A. Jr. (Ed.). *Sediment toxicity assessment*. Lewis Publishers. USA. 67-81p.
- Domínguez-Castanedo, N., Rojas-López, R. Solis-Weiss, V., Hernández-Alcántara, P. y Granados-Barba, A. 2007. The use of higher taxa to asses the benthic conditions in the southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology*, 28(1):161-168.
- Drake, J. A. 1990. The mechanics of community assembly and succession. *Journal of Theoretical Biology*, 147:213-233.
- Duncan Baker, R., Hallock, P., Moses, E., Williams, D. y Ramirez, A. 2009. Larger foraminifers of the Florida reef tract, USA: distribution patterns on reef-rubble habitats. *Journal of Foraminiferal Research*, 39(4):267-277.
- Dutilleul, P. 2011. *Spatio-temporal heterogeneity: concepts and analysis*. University Press Cambridge, U.K. 387pp.
- Dytham, Calvin. 2003. *Choosing and using statistics: a biologist's guide*. Blackwell Science. U.K. 248pp.
- Ellis, D., 1985. Taxonomic sufficiency in pollution assessment. *Marine Pollution Bulletin*, 16:459.
- Escobar, B. E., Camacho, M. E. y Alcocer, J. 1997. *Callismata nohochi*, new species (Decapoda: Caridea: Hippolytidae), from anchialine cave systems in continental Quintana Roo, Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 17(4):733-744.

- Escobar, B. E., Oseguera, L., Vázquez Nin, G. H. y Alcocer J. 2002. The external micro-anatomy of the cephalon of the asellotan isopod *Creaseriella anops*. En: Alcocer, J. y Sarma, S. S. (Eds.). *Advances in Mexican limnology: Basic and applied aspects. Hydrobiologia*, 467:57-62.
- Escolero, O. A., Marín, L. E., Steinch, B., Pacheco, A. J., Cabrera, S. A. y Alcocer, J. 2002. Development of a protection strategy of karst limestones aquifers: The Merida Yucatan, México case study. *Water Resources Management*, 16:351-367.
- Eyualet-Abebe, A., Andrassy, I. y Traunspurger, W. 2006. *Freshwater nematodes: ecology and taxonomy*. U.K. 753pp.
- Falcón-Álvarez, L. I. 1998. Consumo de oxígeno y biomasa de la infauna del ambiente de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México y la Península de Yucatán. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 88pp.
- Fauchald, P. y Jumars, A. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology*, 17: 193-284.
- Felder, D.L. and Camp, D.A. (Eds.). 2009. *Gulf of Mexico-Origin, Waters, and Biota: Biodiversity*. Volume 1. Texas A&M University Press, College Station. USA. 340pp.
- Ferraro, S. P. y Cole, F. A. 1990. Taxonomic level and sample size sufficient for assessing pollution impacts on the Southern California Bight macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 67:251-262.
- Ferraro, S. P. y Cole, F. A. 1992. Taxonomic level sufficient for assessing a moderate impact on macrobenthic communities in Puget Sounds Washington, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(6): 1184-1188.
- Field, J. G., Clarke, K. R. y Warwick, R. M. 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 8:37-52.
- Fiers F. Frank, Ghene, V. y Suárez-Morales E. 2000. New species of continental cyclopoid copepods (Crustacea, Cyclopoida) from the Yucatan peninsula, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 35(3):209-251.
- Fleeger, J. W. y Decho, A. W. 1987. Spatial variability of interstitial meiofauna: A review. *Stygologia*, 3:35-54.
- Fleeger, J. W., Chandler, G. T., Fitzhugh, G. R., Pihps, F. E. 1984. Effects of tidal currents on meiofauna densities in vegetated salt marsh sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 19:49-53.
- Fleeger, J. W., Thistle, D. y Thiel, J. 1988. Sampling equipment. En: Higgins, R. P. y Thiel H. *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press. USA. 488pp.
- Foster, S., Garduño, H., Kemper, K., Tuinhof, A., Nanni, M., Dumars, C. 2006. Groundwater quality protection. Defining strategy and setting priorities. World Bank, Washington, USA. *Briefing Notes Series*, 8:1-6.
- Frontalini, F., Semprucci, F., Coccioni, R., Balsamo, M., Bittoni, P. y Covazzi-Harriague, A. 2011. On the quantitative distribution and community structure of the meio and macrofaunal communities in the coastal area of the Central Adriatic Sea (Italy). *Environment Monitoring Assessment*, 180:325-344.
- Frontana-Urbe, S. C. y Soliss-Weiss, V. 2011. First records of polychaetous annelids from cenote Aerolito (sinkhole and anchialine cave) in Cozumel Island, Mexico. *Journal of cave and Karst Studies*, 73(1):1-10.
- Furtos, N. C. 1936. On the Ostracoda from the cenotes of Yucatan and vicinity. En: Pearse, A. S., Creaser, E. P. y Hall, H. G. 1936. The cenotes of Yucatan. A zoological and hydrographic survey. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 457:89-115.
- Furtos, N. C. 1938. A new species of Cypridopsis from Yucatan. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 491:155-157.
- Gabriel, J. J., Reinhardt, E. G., Peros, A. C., Davidson, D. E., van Hengstum, P. J. y Beddows, P. A. 2009. Palaeoenvironmental evolution of Cenote Aktun Ha (Carwash) on the Yucatan Peninsula, Mexico and its response to Holocene sea-level rise. *Journal of Paleolimnology*, 42:199-213.
- Galloway, J. J. 1933. *A manual of foraminifera*. The Principia Press. Bloomington, USA. 483pp.
- Gaona-Vizcayno, S., Gordillo de Anda, T. y Villasusu-Pino, M. 1980. Cenotes, karst característico: mecanismos de formación. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*, 4(1):32-36.
- García, E. 1988. Modificación al sistema de clasificación de Köpen (para adaptarlo a las condiciones de la Republica Mexicana). México. 352pp.
- Gathof, J.M. 1984. Family Eunicidae Savigny, 1818. En: Uebelacker, J.M., Johnson, P.G. (Eds.). *Atlas of the polychaetes of the Northern Gulf of Mexico*. 6(40):1-31.
- Gee, J.M., Warwick, R.M., Schaanning, M., Berge, J.A., Ambrose, M.G., 1985. Effects of organic enrichment on meiofaunal abundance and community structure in sublittoral soft sediments. *Journal of Experimentation of Marine Biology and Ecology*. 91:247-262
- Gerlach, S. A. 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia*, 6(2):176-190.
- Gilbert, J., Stanford, J. A., Dole-Oliver, M. J. Y Ward, J. V. 1994. Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research. En: Gilbert, J., D. L. Danielopol Y J. A. Stanford (Eds.). *Groundwater ecology*. Academic Press. USA. 571pp.
- Giangrande, A., Licciano, M. y Musco, L. 2005. Polychaetes as environmental indicators revisited. *Marine Pollution Bulletin*, 50:1153-1162.
- Gibert J. y Deharveng, L. 2002. Subterranean ecosystems: A truncated functional biodiversity. *Bioscience*, 52(6):473-481.
- Giere, O. 1993. *Meiobenthology. The microscopic fauna in aquatic sediments*. Springer-Verlag. Germany. 328 pp.

- Giere, O. 2009. *Meiobenthology. The microscope motile fauna in aquatic sediments*. Springer. Germany. 527pp.
- Gischler, E. y Moder, A. 2009. Modern benthic foraminifera on Banco Chinchorro, Quintana Roo, México. *Facies*, 55:27-35.
- Goldstein, S. y Corliss, B. H. 1994. Deposit feeding in selected deep-sea and shallow-water benthic foraminifera. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 41(2):229-241.
- Goldstein, S. T. 1999. Foraminiferal: A biological overview. En: Sen Gupta, B.K. *Modern foraminifera*. Kluwer Academic. Germany. 37-56p.
- Gomez Gesteria, J. L., Davin, J. C. y Salvande Fraga, M. 2003. Taxonomic level for assessing oil spill effects on soft-bottom sublittoral benthic communities. *Marine Pollution*, 46:562-572.
- González-Regalado, M. L., Ruiz, F., Baceta, J. I., González-Regalado, E. y Muñoz, J. M. 2001. Total benthic foraminifera assemblages in the southwestern Spanish estuaries. *Geobios*, 34(1):39-51.
- Gooday, A. J. 1986. Meiofaunal foraminiferans from bathyal Porcupine Seabight (north east Atlantic): size structure, standing stock, taxonomic compositions, species diversity and vertical distribution in the sediment. *Deep-Sea Research*, 33(10):1345-1373.
- Gooday, A. J., Levin, L. A., Linke, P., y Heeger, T. 1992. The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling. En: Rowe, G. T., Pariente, V. *Deep-Sea food chains and the global carbon cycle*. Springer. Netherlands. 360pp.
- Gooday, A. J. y Rathburn, A. E. 1999. Temporal variability in living deep-sea benthic foraminifera: a review. *Earth-Science Reviews*, 46:187-212.
- Gooday, A. J., Bernhard, J. M., Levin, L. A. y Suhr, B. S. 2000. Foraminifera in the Arabian Sea oxygen minimum zone and other oxygen-deficient settings: taxonomic composition, diversity, and relation to metazoan faunas. *Deep-Sea Research II*, 47:25-54.
- Hall, F. G. 1936. Physical and chemical survey of cenotes of Yucatan. En: Pearse, A. S., Creaser, E. P. y Hall, H. G. 1936. The cenotes of Yucatan. A zoological and hydrographic survey. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 457:5-16.
- Hallock, P. y Peebles, M. W. 1993. Foraminifera with chlorophyte endosymbionts: Habitats of six species in the Florida Keys. *Marine Micropaleontology*, 20:277-292.
- Haq, U.B. y Boersma, A. 1998. *Introduction to marine micropaleontology*. Elsevier Science. Singapore. 1-77p.
- Harman, R. A. 1964. Distribution of foraminifera in Santa Barbara Basin, California. *Micropaleontology*, 10:81-96.
- Hayward, B. W., Grenfell, H. R., Cairns, G. y Smith, A. 1996. Environmental controls on benthic foraminiferal and thecamoebian associations in a tidal New Zealand inlet. *Journal of Foraminiferal Research*, 26 (2): 150-171.
- Heard, R. W. 1982. *Guide to common tidal marsh invertebrates of northeastern Gulf of México*. University of Alabama and Gulf Coast Research Laboratory, Ocean Springs. USA. 88pp.
- Hernández-Arana, H. A. 1995. El concepto de suficiencia taxonómica aplicada a comunidades bénticas. *Tesis de Maestría*. CINVESTAV-IPN-Mérida, México. 201pp.
- Herrera-Moreno, A. 2000. *La clasificación numérica y su aplicación en la ecología*. Instituto tecnológico de Santo Domingo. Republica Dominicana. 88pp.
- Herrera-Silveira, J. A. 1994. Nutrients from underground water discharges in a coastal lagoon (Celestún, Yucatán, México). *Verhandlungen International Verein Limnologie*, 25:1398-1401.
- Herrera-Silveira, J. A. Comin, F. A. Aranda-Cirecol, N., Troccoli, L. y Capurro, L. 2004. Coastal water quality assessment in the Yucatan Peninsula: management implications. *Ocean and Coastal Management*, 47:625-639.
- Higgins, R. P. y Thiel H. 1988. *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press. USA. 488pp.
- Hobbs, C. O. 1938. Fishes from the caves of Yucatan. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 491:261-295.
- Hobbs, H. H. 1979. *Additional notes on caves shrimps (Crustacea: Atyidae and Palaemonidae) from the Yucatan Peninsula, México*. Procure. Biology Society of Washington, 92:618-633.
- Hobbs, H. H. III y Hobbs, H. H. Jr. 1976. On the troglobitic shrimps of the Yucatan Peninsula, México (Decapoda: Atyidae and Palaemonidae). *Smithsonian contributions to Zoology*, 240:1-23.
- Hobbs, H. H. Jr, Hobbs, H. H. y Daniel, M. A. 1977. A review of the troglobitic decapods crustaceans of the America. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 244:1-183.
- Holsinger, J. R. 2000. Ecological derivation, colonization, and speciation. En: Wilkens, H., Culver, D. y Humphreys W. F. (Eds.). *Subterranean ecosystems. Ecosystems of the World 30*. Elsevier Science. Holland. 781pp.
- Holthuis, L. B. 1973. Caridean shrimps found in land-locked saltwater pools at four Indo-West Pacific localities (Sinai Peninsula, Futafuti Atoll, Maui and Hawaii Islands), with the description of one new genus and four new species. *Zoologische Verhandlungen*, 128:3-48.
- Howarth, F. G. 1993. High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. *The American Naturalist*, 142:S65-S77.
- Hubbs, C. L. 1938. Fish from the cenotes of Yucatan. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 491:261-295.

- Hulings, N., C. Y Gray, J., S. 1976. Physical factors controlling abundance of meiofauna on tidal and atidal beaches. *Marine Biology*, 34:77-83.
- Humphreys, W. F. 2000. Background and glossary/ Relict faunas and their derivation. En: Wilkens, H., Culver, D. y Humphreys W. F. (Eds.). *Subterranean ecosystems. Ecosystems of the World 30*. Elsevier Science. Holland. 781pp.
- Hüppop, K. 2000. How do cave animals cope with the food scarcity in caves?. En: Wilkens, H., Culver, D. y Humphreys W. F. (Eds.). *Subterranean ecosystems. Ecosystems of the World 30*. Elsevier Science. Holland. 781pp.
- Huys, R., Gee, J.M., Moore, C.G. y Hamond, R. 1996. *Marine and brackish water harpacticoid copepods part 1: keys and notes for identification of the species*. Synopses of the British fauna (New Series), 51. Field Studies Council.U.K. 352 pp.
- Illife, T. M. 1992. An annotated list of the troglobitic anchialine and freshwater fauna of Quintana Roo. En: Navarro, D. y E. Suarez-Morales (Eds.). *Diversidad biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana, Roo, México*. Vol. 11 CIQROI-SEDESOL. 115pp.
- Illife, T. M. 1993. Fauna troglobia acuática de la Península de Yucatán. En: Salazar-Vallejo S. I. y N.E. González (Eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO y CIQRO. 865 pp.
- Illife T. M. 2000. Anchialine cave ecology. En: Wilkens, H., Culver, D. y Humphreys W. F. (Eds.). *Subterranean ecosystems. Ecosystems of the World 30*. Elsevier Science.781pp.
- Illife, T. M. y Kornicker, L. S. 2009. Worldwide diving discoveries of living fossil animals from the depths of anchialine and marine caves. En: Lang, M. A., Macintyre, I. G. y Rützler, K. (Eds.) Proceedings of the Smithsonian Marine Science Symposium. *Smithsonian Contributions to the marine sciences*, 38:269-280.
- Ingle, J. C., Keller, G. y Kolpack, R. L. 1980. Benthic foraminiferal biofacies, sediments and water masses of the southern Perú-Chile Trench area, southeastern Pacific ocean. *Micropaleontology*, 26:113-150.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2002. Estadísticas a propósito del día mundial del medio ambiente. [www.inegi.org.mx/inegi/contenidos/espanol/.../ambiente23.doc](http://www.inegi.org.mx/inegi/contenidos/espanol/.../ambiente23.doc)
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010. Superficie continental e insular del Territorio Nacional. [mapserver.inegi.gob.mx/geografia/.../frontera.cfm](http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/.../frontera.cfm)
- Javaux, J. E. y Scott, D. B. 2003. Illustration of modern benthic foraminifera from Bermuda and remarks on distribution in othersubtropical/tropical areas. *Palaeontologia Electronica*, 6(4):1-29.
- Jensen, P. 1987. Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Marine Ecology Progress Series*, 35:187-196.
- Jones, R., Culver, D. C. Y Kane, T. C. 1992. Are parallel morphologies of cave organisms the result of similar selection pressures?. *Evolution*, 46:353-365.
- Jorrisen F., De Stigter H. C. y Widmark J. G. V. 1995. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Marine Micropaleontology*, 26:3-15.
- Juberthie, C. 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world./ Conservation of subterranean habitats and species. En: Wilkens, H., Culver, D. y Humphreys W. F. (Eds.). *Subterranean ecosystems. Ecosystems of the World 30*. Elsevier Science. Holland. 781pp.
- Kaiho, K. 1994. Benthic foraminiferal dissolved-oxygen index and dissolved-oxygen levels in the modern ocean. *Geology*, 22:719-722.
- Kaiho, K. 1999. Effect of organic carbon flux and dissolved oxygen on the benthic foraminiferal oxygen index (BFOI). *Marine Micropaleontology*, 37:67-76.
- Kapusta, S. C., Wurdig, N. L., Bemvenuti, C. E. y Pinto, T. K. 2006. Spatial and temporal distribution of Nematoda in a subtropical estuary. *Acta Limnologica of Brasil*, 18(2):133-144.
- Kennedy, A. D. y Jacoby, C. A. 1999. Biological indicators of marine environmental health: meiofauna – a neglected benthic component?. *Environmental Monitoring and Assessment*, 54:47-68.
- Kensley, B. F. 1988. New species and records of cave shrimps from Yucatan Peninsula (Decapoda: Agostocarididae and Hyppolitidae) *Journal of Crustacean Biology*, 8:688-699.
- Kitazato, H. 1994. Foraminiferal microhabitats in four marine environments around Japan. *Marine Micropaleontology*, 24:29-41.
- Krishnamurthy, K. V. 2003. *Textbook of biodiversity*. Enfield, New Hampshire: Science. U.K. 260pp.
- Kornicker, L. S. y Illife, T. M. 1998. Myodocopid Ostracoda (Halocypridina, Cladocopina) from Anchialine Caves in the Bahamas, Canary Islands and Mexico. *Smithsonian contributions to zoology*, 590:598.
- Lamshead, P. J. D. 1986. Sub-catastrophic sewage and industrial waste contamination as revealed by marine nematode fauna. *Marine Ecology Progress Series*, 29:247-260.
- Langecker, Th. G. 2000. The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. En: Wilkens, H., Culver, D. y Humphreys W. F. (Eds.). *Subterranean ecosystems. Ecosystems of the World 30*. Elsevier Science. Holland. 781pp.

- LeCroy, S. E. 2002. *An illustrated identification guide to the nearshore marine and estuarine gammaridean Amphipoda of Florida. Volume 2. Families Ampeliscidae, Amphilochidae, Amphithoidae, Aoridae, Argissidae and Haustoriidae*. Florida Department of Environmental Protection, USA. 213pp.
- Lee, J. J., McEnery, M. E., Kahn, E. G. y Schuster, F. L. 1979. Symbiosis and the evolution of larger foraminifera. *Micropaleontology*, 25(2):118-140.
- Lee, J. J. y Roger-Anderson, O. 1991. *Biology of Foraminifera*. Academic Press, U.K. 220pp.
- Lidz B. H. y Rose, P. R. 1989. Diagnostic foraminiferal assemblages of Florida Bay and adjacent shallow waters: a comparison. *Bulletin of Marine Science*, 44(1):399-418.
- Loeblich, A. R. Jr. y Tappan, H. 1964a. *Sarcodina. Chiefly "Thecamoebians and Foraminifera. Treatise on invertebrate paleontology. Part C. Protista 1*. The Geological Society of America and the University of Kansas Press. C1-C510 pp.
- Loeblich, A. R. Jr. y Tappan, H. 1964b. *Sarcodina. Chiefly "Thecamoebians and Foraminifera. Treatise on invertebrate paleontology. Part C. Protista 2*. The Geological Society of America and the University of Kansas Press. C511-C90 pp.
- Logan, B. W. 1969. *Carbonate sediments and reefs Yucatan shelf, Mexico*. American Association of Petroleum geologist. USA. 250 pp.
- López Canovas, C. I. y Pastor Ward, C. 2006. Lista de nemátodos (Adenophorea: Chromadoria, Enoplia) de los pastos marinos del Archipiélago de Sabana-Camaguey, Cuba. *COCUYO*, 16:6-16.
- López Ramos, E. 1975. Geological summary of the Yucatan Peninsula. En: Naim, A. E. M. y colaboradores (Eds.). *The Gulf of Mexico and the Caribbean*. Plenum Press. USA. 320pp.
- Loubere, P. 1991. Deep-sea benthic foraminiferal assemblage response to a ocean productivity gradient: A test. *Paleoceanography*, 6:193-204.
- Loubere, P. 1996. The surface ocean productivity and bottom water oxygen signals in deep water benthic foraminiferal assemblages. *Marine Micropaleontology*, 28:247-261.
- Lugo-Hubp, J., Aceves-Quesada, J. F. y Espinasa-Pereña, R. 1992. Rasgos morfológicos mayores de la Península de Yucatán. *Revista del Instituto de Geología. UNAM*, 10(2):143-150.
- Lutze, G. y Wefer, G. 1980. Habitat and asexual reproduction of *Cyclorbiculina compressa* (Orbingy) Soritidae. *Journal of Foraminiferal Research*, 10(4):251-260.
- McIntyre, A. D. y Warwick, R. M. 1984. Meiofauna techniques. En: Holme, N. A. y McIntyre, A. D. (Eds.). *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell Scientific. U.K. 229pp.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. University Press Cambridge. USA. 185pp.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell. USA. 256pp.
- Manly, B. F. J. 2005. *Multivariate statistical methods: a primer*. Chapman & Hall. U.K. 214pp.
- Margalef, R. 1989. *Ecología*. Omega. España. 951pp.
- Maurer, D. 2000. The dark side of taxonomic sufficiency (TS). *Marine Pollution Bulletin*, 40(2):98-101.
- Medina-Gómez, I. y Herrera-Silveira, J. A. 2006. Primary production dynamics in a pristine groundwater influenced coastal lagoon of the Yucatan Peninsula. *Continental Shelf Research*, 26:971-986.
- Menge, B. A. y Farrell, T. M. 1989. Community structure and interaction webs in shallow marine hard-bottom communities: test of an environmental stress model. En: Begon, M. Fitter, A. H., Ford, E. D. y Macfayden A. (Eds.) *Advances in ecological research 19*. 160pp.
- Milligan, M. R. 1995. *Identification manual for the aquatic oligochaeta of Florida. Vol II. Estuarine and nearshore marine oligochaetes*. USA. 239pp.
- Milligan, M. R. 1997. *Identification manual for the aquatic oligochaeta of Florida. Vol I. Freshwater oligochaetes*. USA. 187pp.
- Mills, E. L. 1975. Benthic organisms and the structure of marine ecosystems. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 32(9): 1657-1663.
- Miranda, C. y Parada-Ruffinati, C. 1987. Distribución del foraminífero *Ammonia beccari* (Linné) y su relación con algunos parámetros sedimentológicos en la ciénaga de los Vásquez (Isla Baru, Colombia). *Annales del Instituto de Investigación de Mar de Punta de Betín*, 17:49-60.
- Morales Serna, F. N. 2006. Variación espacial y temporal de la densidad y diversidad de los copépodos bentónicos en el estero de Urias, Mazatlán, Sinaloa, México. *Tesis Maestría*. ICMYL. UNAM. México. 113pp.
- Moravec, F., Vivas-Rodríguez, C., Scholz, T., Vargas-Vázquez, J., Mendoza-Franco, E. Schmitter-Soto, J. J. y González-Solís, D. 1995. Nematodes parasitic in fishes of cenotes (= sinkholes) of the Peninsula of Yucatan, Mexico. Part 2. Larvae. *Folia Parasitologica*, 42:199-210.
- Moravec, F. y Vargas-Vázquez J. 1996. The development of *Procamallanus (Spirocamallanus) neocaballeri* (Nematoda: Camallanidae), a parasite of *Astyanax fasciatus* (pisces) in México. *Folia Parasitologica*, 43:61-70.

- Moreno-Amich, R., Quintana, X. D., Suñer, L., Trobajo, R. y Gascón, S. 1999. Dinámica del heleoplancton en relación a las fluctuaciones hidrológicas en aiguamolls de l'Empordà (NE de la península Ibérica). Propuesta de un método sencillo de monitorización basado en la abundancia de grupos taxonómicos. *Limnetica*, 16: 17-31.
- Moreno, M., Vezzulli, L., Marin, V., Laconi, P., Albertelli, G. y Fabiano, M. 2008. The use of meiofauna diversity as an indicator of pollution in harbours. – *ICES Journal of Marine Science*, 65: 1428–1435.
- Moore, H. B. y O'berry, D. L. 1957. Plankton of the Florida Current IV. Factors influence the vertical distribution of some common copepods. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 7(4):297-315.
- Moore, Y. H., Stoessell, R. K. y Easley, D. H. 1992. Fresh-water/sea water relationship with a ground-water flow system, northeastern coast of the Yucatan Peninsula. *Ground Water*, 30(3):343-350.
- Muller, W. A. y Lee, J. J. 1969. Apparent indispensability of bacteria in foraminiferan nutrition. *Journal of Protozoology*, 6(3):471-478.
- Muller, W. A. 1975. Competition for food and other niche-related studies of three species of salt-marsh foraminifera. *Marine Biology*, 31:339-351.
- Murray, J. W. 1991. *Ecology and paleoecology of benthic foraminifera*. Longman Scientific y Technical. USA. 397pp.
- Murray, J. W. 2001, 2006. The niche of benthic foraminifera, critical thresholds and proxies. *Marine Micropaleontology*, 41:1-7.
- Myers, A. A. 1970. Taxonomic studies on the genus *Grandidierella* Coutiere (Crustacea: Amphipoda) with a description of *G. dentimera* sp. nov. *Bulletin of Marine Science*, 20(1):135-147.
- Navarro-Mendoza, M. 1988. *Inventario íctico y estudios ecológicos preliminares de los cuerpos de agua continentales en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an y áreas circunvecinas en Quintana Roo, México*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo/Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología/ United States Fish & Wildlife Service, México. 170pp.
- Navarro-Mendoza, M. y Valdés-Casillas. 1990. Peces cavernícolas de la Península de Yucatán en peligro de extinción, con nuevos registros para Quintana Roo. En: Caramillo, J. y Rivera F. (Eds.). *Áreas protegidas en México y especies en extinción*. ENEP-Iztacala. UNAM. México. 219-241p.
- Osterman, L. E. 2003. Benthic foraminifers from the continental shelf and slope of the Gulf of Mexico: an indicator of shelf hypoxia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58(1):17-35.
- Palmer, M. A. 1990. Temporal and spatial dynamics of meiofauna within the hyporheic zone of Goose Creek, Virginia. *Journal of the North American Benthological Society*, 9(1):17-25.
- Palmer, M. A. y Brandt, R. R. (1981). Tidal variation in sediment densities of marine benthic copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 4: 207-212.
- Parker, L. F. 1962. Planktonic foraminiferal species in Pacific sediments. *Micropaleontology*, 8(2):219-254.
- Pascal, P. Y., Dupuy, C., Richard, P. y Niqul, N. 2008. Bacterivory in the common foraminifera *Ammonia tepida*: isotope tracer experiment and the controlling factors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 56:118-157.
- Pearse, A. S. 1936. Fauna of caves of Yucatan. En: Pearse, A. S., E. P. Creaser y H. G. Hall. 1936. *The cenotes of Yucatan. A zoological and hydrographic survey*. Carnegie Institution of Washington Publications 457.
- Pearse, A. S. 1938. Fauna of caves of Yucatan. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 491:1-17.
- Pearse, A. S., Creaser, E. P. y Hall, H. G. 1936. *The cenotes of Yucatan. A zoological and hydrographic survey*. Carnegie Institution of Washington Publications, 457.
- Pesce, G. L. e Iliffe, T. M. 2002. New records of cave-dwelling mysids from Bahamas and Mexico with description of *Palaumysis bahamensis* n. sp. (Crustacea: Mysidacea). *Journal of Natural History*, 36:265-278.
- Pinet, P.R. 2003, *Invitation to Oceanography*, Jones and Bartlett publishers. USA. 470pp.
- Platonova, T. A. y Galtsova V. V. 1985. *Nematodes and their role in the meiobenthos. Studies on marine fauna*. Translate from Russian. Smithsonian Institution Libraries. 366pp.
- Phleger, F. B. 1970. Foraminiferal populations and marine marsh processes. *Limnology and Oceanography*, 15(4):522-534.
- Phleger, F. B. y Soutar, A. 1973. Production of benthic foraminifera in three east Pacific oxygen minima. *Micropaleontology*, 19(1):110-115.
- Poag, W. C. 1981. *Ecology Atlas of benthic foraminifera of the Gulf of Mexico*. Marine Science International. Woods Hole, USA. 174pp.
- Poag, W. C. 1984. Distribution and ecology of deep-water benthic foraminifera in the Gulf of Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 48: 25-37.
- Pochon X, Pawlowski, J., Zaninetti, L. y Rowan R. 2001. High genetic diversity and relative specificity among Symbiodinium-like endosymbiotic dinoflagellates in soritid foraminiferans. *Marine Biology*, 139:1069–1078.
- Pohlman, J. W., Iliffe, T. M. y Cifuentes, L. A. 1997. A stable isotope study of organic cycling and the ecology of an anchialine cave ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 155:17-27.



- Pohlman, J. W., Cifuentes, L. A. e Illife, T. M. 2000. Food web dynamics and biogeochemistry of anchialine caves: a stable isotope approach. En: Wilkens, H., Culver, D. y Humphreys W. F. (Eds.). *Subterranean ecosystems. Ecosystems of the World 30*. Elsevier Science. Holland. 781pp.
- Redell, J. R. 1977. A preliminary survey of the caves of the Yucatan Peninsula. *Association for Mexican Caves Studies Bulletin*, 6:296.
- Reice, S.R. 1994. Nonequilibrium determinants of biological community structure. *American Scientist*, 82:424-435.
- Reolid, M., Rodríguez-Tovar, F. J. Nagy, J. y Oloriz, F. 2008. Benthic foraminiferal morphogroups of mid to outer shelf environments of the Late Jurassic (Prebetic Zone, southern Spain): Characterization of biofacies and environmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261:280-299.
- Richardson, S. L. 2001. Endosymbiont change as a key innovation in the adaptive radiation of Soritida (Foraminifera). *Paleobiology*, 27(2):262-289.
- Riddle, M. J. 1988. Patterns in the distribution of macrofaunal communities in coral reef sediments on the central Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 47:281-292.
- Rocha E. F. C., Illife, T. M., Reid, J. W. y Suarez-Morales, E. 1998. A new species of Halicyclops (Copepoda, Cyclopidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico, with an identification key for the species of the genus from the Caribbean region and adjacent areas. *Sarsia*, 83:387-399.
- Rocha E. F. C., Illife, T. M., Reid, J. M. y Suárez-Morales, E. 2000. *Prehendocyclops*, a new genus of the subfamily Halicyclopininae (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Sarsia*, 85:119-140.
- Rosoff, D. B. y Corliss, B. H. 1992. An analysis of recent deep-sea benthic foraminiferal morphotypes from the Norwegian and Greenland seas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 91:13-20.
- Rouse, G. W. y Fauchald, K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zoological Script*, 26(2):139-204.
- Salazar-Vallejo, S. I. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *Anales del Instituto de Biología. UNAM. Serie Zoológica*, 67(1):11-50.
- Sánchez, M., Alcocer, J., Escobar, E. y Lugo, A. 2002. Phytoplankton of cenotes and anchialine caves along a distance gradient from the northeastern coast of Quintana Roo, Yucatan Peninsula. *Hydrobiologia*, 467:79-89.
- Sánchez-Rodríguez, G. 2008. Distribución de la abundancia del isópodo *Creaseriella anops* (Creaser, 1936) en sistemas anquihalinos de Quintana Roo, México. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 67pp.
- Sanvicente-Añorve, L., Sánchez-Ramírez, M., Ocaña-Luna, A., Flores-Coto, C. y Ordoñez-López, U. 2011. Metacommunity structure of estuarine fish larvae: the role of regional and local processes. *Journal of Plankton Research*, 33(1):179-194.
- Sarkka, J. 1993. Diversity of meiofauna in the lacustrine profundal zone: bathymetric differences and influence of environmental factor. *Aquatic Sciences. Research across boundaries*, 55(3):197-205.
- Schmitter-Soto, J. J. 1999. Distribution of continental fishes in northern Quintana Roo, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 44(2):166-172.
- Schmitter-Soto, J. J., Comín, F. A., Escobar-Briones, E., Herrera-Silveira J., Alcocer, J., Suarez-Morales, E., Elías-Gutiérrez, M., Díaz-Arce, V., L. E. Marín y B. Steinch. 2002a. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia*, 467:215-228.
- Schmitter-Soto, J. J., Escobar-Briones, E., Alcocer, J., Suarez-Morales, E., Elías-Gutiérrez, M. y L. E. Marín. 2002b. Los cenotes de la Península de Yucatán. En: De la Lanza, E. G. y J. L. García Calderón (Eds.) *Lagos y Presas de México*. AGT Editor. México. 50pp.
- Schultz, S. y Gischler, E. 2010. Holocene trends in distribution and diversity of benthic foraminifera assemblages in atoll lagoons, Belize, Central America. *Facies*, 56:323-336.
- Scott, F. S. y Schafer, M. C. 2001. *Monitoring in Coastal Environments Using Foraminifera and Thecamoebian*. Cambridge University Press. U.K. 173pp.
- Sen Gupta, B. K., Smith, L. E., y Machain-Castillo, M. L. 2009. Foraminifera of the Gulf of Mexico. En: Felder, D. L. y Camp, D. K. *Gulf of Mexico, Its Origins, Waters and Biota: v. 1, Biodiversity*. Texas A&M University Press, College Station. USA. 87-130pp.
- Sket, B. 1996. The ecology of anchihaline caves. *TREE Elsevier*, 11(5):221-225.
- Smart, P. L., Beddows, P., Doerr, S., Smith, S. y Whitaker, F. 2006. Hydrochemical processes and cave development Caribbean coast, Yucatan Peninsula, Mexico. *Kart Frontiers. Karst Waters Institute Special Publication*, 7:79-82.
- Smith, R. L. 2001. *Ecología*. Addison-Wesley. España. 629pp.
- Snider, L. J. 1984. The composition and distribution of meiofauna and nanbiota in a central North Pacific deep-sea area. *Deep Sea Research. Part A. Oceanographic Research Papers*, 31(10):1125-1249.
- Sokal, R. R. 1979. Testing statistical significance of geographic variation patterns. *Systematic Zoology*, 28(2):227-232.
- Solís-Marín, F. A. y Laguarda-Figueras, A. 2010. A new species of starfish (Echinodermata: Asteroidea) from an anchialine cave in the Mexican Caribbean. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 663 – 668.
- Somerfield, P.J., Warwick, R.M., 1996. *Meiofauna in marine pollution monitoring programmes. A Laboratory Manual*. Directorate of Fisheries Research. U.K. 71 pp.

- Somerfield, P. J., Warwick, R. M. y Moens T. 2005. Meiofauna techniques. En: Eletheriou, A. y McIntyre A. (Eds.). *Methods for the study of marine benthos*. 3<sup>rd</sup>. Edition. Blackwell Science. USA. 229-272p.
- Smetacek, V., 1984. The supply of food to the benthos. En: Fasham M. J. R (Ed.). *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*. Plenum Press, USA. 517-547p.
- Stenberb, R. V. y Schotte, M. 2004. A new anchialine shrimp of the genus *Procaris* (Crustacea: Decapoda: Procarididae) from the Yucatan Peninsula. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 117(4):514-522.
- Steyaerta, M., Vanaverbeke, J. A. Barranguet, C. L. y Vincxa, M. 2003. The importance of fine-scale, vertical profiles in characterizing nematode community structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58:353-366.
- Stoch, F. 1995. The ecology and historical determinants of crustacean diversity in groundwater, or: why are there so many species. *Memoires de Biospeologie. Tomo XXII*:139-160.
- Stock, J. H., Iliffe, T. M. y Williams, D. 1986. The concept "anchialine" reconsidered. *Stygologia*, 2:90-92.
- Stringfield, V.T. y LeGrand, H. E. 1974. Karst hydrology of the northern Yucatan Peninsula, México. En: Weidie A. (Ed.). *Field seminar on water and carbonate rocks of the Yucatan Peninsula, México*. New Orleans Geological Society. USA. 26-44.
- Suárez-Morales. 2003. Historical biogeography and distribution of the freshwater calanoid copepods (Crustacea:Copepoda) of the Yucatan Peninsula, México. *Journal of Biogeography*, 30:1851-1859.
- Suárez-Morales, E & R. Gasca. 1998. Updated checklist of the marine Copepoda (Crustacea) of Mexico. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica*, 69:105-119
- Suárez-Morales, E. y Gasca, R. 2000. The planktonic copepod community at Mahahual reef, Western Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 66(1):255-267.
- Suárez-Morales, E., Reid, J. W., Iliffe, T. M. y Fiers, F. 1996. *Catálogo de los copépodos (Crustacea) continentales de la Península de Yucatán, México*. ECOSUR-CONABIO, México. 296pp.
- Suárez-Morales, E. y Rivera-Arriaga, E. 1998. Hidrología y fauna acuática de los cenotes de la Península de Yucatán. *Revista de la Sociedad de Historia Natural*, 48:37-47.
- Suárez-Morales, E. y Avilés Silvia. 2002. Extensión del ámbito geográfico de dos copépodos haliciclópinos (Copepoda: Cyclopoida: Halicyclopiniae) en el sureste de México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología UNAM*, 73(1):113-115.
- Suárez-Morales, E., Reid, J., Fiers, F. e Iliffe, T. M. 2004. Historical biogeography and distribution of the fresh water cyclopine copepods (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopinae) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Biogeography*, 31:1051-1063.
- Suárez-Morales E. e Iliffe, T. M. 2005. A new *Exumella* (Crustacea: Copepoda: Ridgewayiidae) from anchialine waters of the Western Caribbean, with comments on regional biogeography. *Bulletin of Marine Science*, 77(3):409-423.
- Suárez-Morales, E., Ferrari, D. F. e Iliffe, T. M. 2006. A new epacteriscid (Calanoida: Epacteriscidae) from the Yucatan Peninsula, Mexico, with comments on the biogeography of the family. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 119(2):222-238.
- Sun, B. y Fleeger, J. W. 1991. Spatial and temporal patterns of dispersion in meiobenthic copepods. *Marine Ecology. Progress Series*, 71:1-11.
- Sutherland, T. F., Levings, C. D., Petersen, S. A., Poon, P. y Piercey, B. 2007. The use of meiofauna as indicator of benthic organic enrichment associated with salmonid aquaculture. *Marine Pollution Bulletin*, 54:1249-1261.
- Szabo, B., Ward, W., Weide, A. y Brady, M. 1978. Age and magnitude of the late Pleistocene sea-level rise on the eastern Yucatan Peninsula. *Geology*, 6:713-715.
- Tagle. H. K. y Hallock, P. 1995. Cytological examination of symbiont loss in a benthic foraminifera, *Amphistegina gibbosa*. *Marine Micropaleontology*, 26:107-113.
- Thulin, B. y Jürgen Hahn H. 2008. *Ecology and living conditions of groundwater fauna*. SKB. Sweden. 55pp.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. USA. 310pp.
- Tietjen, H. H. 1977. Population distribution and structure of the free-living nematodes of Long Island Sound. *Marine Biology*, 43:123-136
- Tolentino-Delgadillo, S. 2003. Diagnostico ambiental de X'caceel-Xcacecito municipio de Solidaridad Quintana Roo, México. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 96pp.
- Torres-Mendes, C. L., Tavares, M. y Soares-Gomes, A. 2007. Taxonomic sufficiency for soft-bottom sublittoral mollusks assemblages in a tropical estuary, Guanabara Bay, Sothest Brazil. *Marine Pollution Bulletin*, 54:377-384.
- Torres-Talamante, O. 2009. Hábitat y dieta de *Speleonectes tulumensis* (Crustacea: Remipedia) (Yager, 1987) en el sistema anquihalino "Crustacea Quintana Roo, México. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 159pp.
- Trujillo-Pisanty, D., Chávez-Solís, E. F., Solís-Weiss, V. y Hermoso-Salazar, M. 2010. Peracarids (Crustacea: Malacostraca) from cenote Aerolito, Cozumel, Mexican Caribbean. *Cahiers de Biologie Marine*, 51:177-180.

- Turner, M. G., R. H. Gardner y R. V. O'Neill. 2001. *Landscape ecology in theory and practice*. Springer-Verlag. USA. 401pp.
- Tyszka, J. 1994. Response of Middle Jurassic benthic foraminiferal morphogroups to dysoxic/anoxic conditions in the Pieniny Klippen Basin, Polish Carpathians. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 110:55-81.
- Underwood, A. J. y Chapman, M. G. 2005. Design and analysis in benthic surveys. En: Eleftheriou, A. y McIntyre, A. *Methods for the study of marine benthos*. (Eds.). Blackwell Science. U.K. 1-32p.
- Van Beynen, P. E. (Ed.). 2011. *Karst Management*. Springer. USA. 489pp.
- Van der Zwaan G. J., Deuijnste I. A. P., Den Dulk M., Ernst S. R., Jannink N. T. y Kouwenhoven T. J. 1999. Benthic foraminifers: proxies or problems? A review of paleoecological concepts. *Earth Science Reviews*, 46:213-236.
- van Hengstum P.J., Reinhardt, E. G., Beddows, P. A., Huang, R. J. y Gabriel, J. J. 2008. Thecamoebians (testate amoebae) and foraminifera from three anchialine cenotes in Mexico: low salinity (1.5 – 4.5psu) faunal transitions. *Journal of Foraminiferal Research*, 38(4):305-317.
- van Hengstum, P. J., Scott, D. B. y Javaux, E. J. 2009. Foraminifera in elevated Bermudian caves provide further evidence for +21m eustatic sea level during Marine Isotope Stage 11. *Quaternary Science Reviews*, 28:1850-1860.
- van Hengstum, P. J., Reinhardt, E., Beddows, P. A. y Gabriel, J. J. 2010. Linkages between Holocene paleoclimate and paleohydrogeology preserved in a Yucatan underwater cave. *Quaternary Science Reviews*, 29:2788-2798.
- Villanueva, P. 1994. Implicaciones oceanográficas de los foraminíferos bentónicos recientes en la Bahía de Cádiz. *Tesis de Doctorado*. Universidad de Cádiz, Puerto Real, España. 98pp.
- Vincx, M. 1996. Meiofauna in marine and freshwater sediments. *Methods for the examination of organismal diversity in soils and sediments*, 15:187-195.
- Wang, P. y Murray J. W. 1983. The use of foraminifera as indicators of tidal effects in estuarine deposits. *Marine Geology*, 51(3-4):239-250.
- Ward, J. V., Malard, F., Stanford, J. A. y Gosner, T. 2000. Interstitial aquatic fauna of shallow unconsolidated sediments, particularly hyporheic biotopes. En : Wilkens, H., D. C. Culver y W. F. Humphreys (Eds.). *Ecosystems of the world 30*. Elsevier Science. Germany. 781pp.
- Warwick, R. M. 1988a. Effects on community structure of a pollutant gradient - summary. *Marine Ecology Progress Series*, 46: 207-211.
- Warwick, R. M. 1988b. The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin*, 19(6) :259-268.
- Warwick, R.M. y Buchanan, J.B. 1970. The meiofauna off the coast of Northumberland. I. The structure of the nematode population. *Journal of Marine Biology Association of U.K.*, 50:129-146.
- Warwick, R. M., Dashfield, S. L. y Somerfield, P. J. 2006. The integral structure of a benthic infaunal assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330 :12-18.
- Webb, M. S. 2003. Intraespecific relations among the stygobitic shrimp *Typhlatya mitchelli*, by analyzing sequence data from mitochondrial DNA. *Master Thesis*. University of North Texas. USA. 86pp.
- Weisberg, S. B. , Ranasinghe, J. A., Dauer, D. M., Schaffner, L. C., Diaz, R. J. y Frithsen, J. B. 1997. An estuarine benthic index of biotic integrity (B-IBI) for Chesapeake Bay. *Estuaries*, 20:149-158.
- Wellborn, G. A., Skelly, D. K. y Werner, E. E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Reviews of Ecological Systems*, 27:337-363.
- Wells, J. B. J. 2007. *An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea)*. Magnolia Press. New Zealand. 950pp.
- Whelan, J.K. y Farrington, J.W. (Eds.). 1992. Organic matter: productivity, accumulation, and preservation in recent and ancient sediments. Columbia University Press, USA .872pp.
- Wieser, W. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. II. The Meiofauna. *Limnology and Oceanography*, 5(2) :121-137.
- Wilkens, H. 1982. Regressive evolution and phylogenetic age : the history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and crustacea. *Association for Mexican Cave Studies, Bulletin*, 8 :237-243.
- Wilson, C. B. 1936. Copepods from the cenotes and caves of the Yucatan Peninsula with notes on cladocerans. En: Pearse, A. S., E. P. Creaser y H. G. Hall. 1936. The cenotes of Yucatan. A zoological and hydrographic survey. *Carnegie Institution of Washington Publications* 457.
- Winfield, I. y Escobar, B. E. 2007. Anfípodos (Crustacea: Gammaridea) del sector norte del Mar Caribe: listado faunístico, registros nuevos y distribución espacial. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78: 51- 61.
- Winfield, I., Cházaro-Olvera, S. y Álvarez, F. 2007. ¿Controla la biomasa de pastos marinos la densidad de los peracáridos (Crustacea: Peracarida) en lagunas tropicales?. *Revista de Biología Tropical*, 55(1):43-53.
- Wynn Jones, R. 1994. *The Challenger Foraminifera*. Oxford University Press. 149pp.
- Yager, J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from marine cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology*, 1:328-333.

- Yeates, G. W., Bongers, T., M de Goede, R. G., Freckman, D. W. y Georgieva, S. S. 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera. An outline for soil ecologist. *Journal of Nematology*, 25(3):315-331.
- Zambrano, L., Vázquez-Domínguez, E., García-Bedoya, D., Loftus, W. F. y Trxler, J. C 2006. Fish community structure in freshwater karstic water bodies of the Sian Ka'an Reserve in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Ichthyology Exploration in Freshwaters*, 17(3):193-206.